

LES

Eigendom van het
Westvlaams Zynomisch Studiebureau
Brugge Reeks / Boek

MANŒUVRES RESPIRATOIRES

CHEZ

LES POISSONS ET LES AMPHIBIENS

PAR

VICTOR WILLEM

MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.



BRUXELLES

MAURICE LAMERTIN, LIBRAIRE-ÉDITEUR

58-62, Rue Coudenberg, 58-62

1931

Phylogenie (?)
35 f
2991
Instituut voor Zeeonderzoek en onderzoek
Landbouwk. en Visserijwetenschappen
Prinses Elisabethlaan 67
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

*A Monsieur le Prof. G. Gilson,
Hommage de l'auteur,
Willems.*

LES

41334

MANŒUVRES RESPIRATOIRES

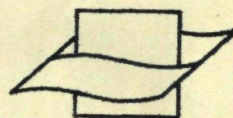
CHEZ

LES POISSONS ET LES AMPHIBIENS

PAR

VICTOR WILLEM

MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute



BRUXELLES

HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, rue de Louvain, 112

1931

Extrait des *Mémoires*

publiés par la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique.

Collection in-4°. Deuxième série, tome X, 1931.



Vlaams Instituut voor de Zee
Instituut voor de Zee

LES
MANŒUVRES RESPIRATOIRES
CHEZ
LES POISSONS ET LES AMPHIBIENS

INTRODUCTION

Je m'intéresse depuis bien longtemps aux modes respiratoires des Poissons et des Amphibiens. Déjà, en 1894, je publiais les résultats d'expériences faites à Naples sur la circulation et la respiration de quelques poissons, surtout la Torpille. Beaucoup plus tard, en 1919, je décrivais soigneusement les détails des manœuvres respiratoires de la Grenouille; et depuis lors, souvent en collaboration avec des élèves qui travaillaient en contact intime avec moi, nous avons observé les modes respiratoires chez d'autres Amphibiens, décrit l'évolution de ces modes chez leurs larves; en même temps, nous déterminions l'influence des mouvements respiratoires sur la pulsation cardiaque et la circulation sanguine; enfin, en 1927, je me préparais à reprendre l'étude systématique des modifications du mode respiratoire chez les Poissons Téléostéens.

Dans ces recherches, comme dans toutes celles que j'ai entreprises, j'ai associé l'étude de la fonction à celle de la structure. La biologie,

science de la vie, doit avoir pour objet l'étude des activités, l'exposé de leurs relations réciproques dans un même être, et l'histoire de leur évolution passée. La considération de l'anatomie d'un organisme ne vaut qu'en raison de la compréhension qu'elle fournit de la collaboration et de l'équilibre de ses diverses fonctions; la comparaison des formes animales doit les envisager à l'état dynamique; les arbres phylogénétiques ne sont qu'une introduction à l'histoire des ruptures qui se sont produites, à des époques successives, dans l'équilibre fonctionnel des organismes, à l'exposé rationnel des circonstances qui les ont suscitées et des conditions qui en ont orienté et limité les effets.

J'admets qu'il est souvent possible, sans grand danger de se tromper, de conclure de la morphologie d'un organe simple à sa fonction élémentaire; mais il est bien dangereux de vouloir, sans expérience physiologique, comprendre le jeu coordonné d'un système d'organes. Je n'en donnerai d'exemple que l'appareil respiratoire de la Grenouille: il était impossible de bâtir l'histoire du fonctionnement des poumons, ou plus exactement le mécanisme de la ventilation pulmonaire, par la seule considération des données anatomiques, si précises qu'elles fussent.

D'autre part, les recherches dont il est actuellement question n'ont pas cherché uniquement à expliquer des mécanismes, curieux d'ailleurs, considérés isolément, mais à en découvrir la filiation: la tentative visait en fin de compte à comprendre l'origine de la respiration aérienne chez les Vertébrés. De nombreux naturalistes ont déjà traité ce sujet par les méthodes de l'anatomie comparée; je l'ai entrepris avec l'esprit d'un physiologiste, d'un physiologiste préoccupé de l'instabilité des organismes et des conceptions évolutives.

Déjà, parmi les physiologistes, E. Babak ⁽¹⁾ a tenté une esquisse

⁽¹⁾ E. BABAK, Die Mechanik und Innervation der Atmung, in *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (H. Winterstein).

de l'évolution des mouvements respiratoires chez les Vertébrés inférieurs, mais à un point de vue très particulier. Les physiologistes de la période caractéristique de 1895 à 1913 ont consacré beaucoup de travaux à la rythmicité des mouvements respiratoires chez les Poissons et les Amphibiens, avant d'arriver à une compréhension de leur régulation qui concorde avec les connaissances précédemment établies pour les Vertébrés homeothermes. Et Babak, notamment, a cherché, par l'étude de l'automatisme de la périodicité et de la rythmicité des divers mouvements respiratoires chez les embryons, les larves et les adultes de Poissons et d'Amphibiens, à comprendre l'évolution des centres respiratoires chez les Vertébrés inférieurs. En cela, il a exploré sommairement un territoire bien obscur encore et provisoirement secondaire, à mon sens, de l'appareil respiratoire. Pour ma part, j'ai porté mon attention sur les mécanismes périphériques, plus abordables, d'ailleurs encore imparfaitement connus, de ces systèmes.

Dans le mémoire actuel, je décris d'abord les variations du mode respiratoire chez les Poissons Téléostéens; puis j'étudie le mode respiratoire, tout exceptionnel dans la série des Amphibiens, des Batraciens Aglosses; je coordonne les données nouvelles avec celles que j'ai signalées dans mes publications antérieures; j'examine aussi les enseignements que peuvent nous donner ce que nous savons des Dipnés et aussi ce que j'ai vu chez les Téléostéens à respiration aérienne, des Labyrinthidés, et enfin, j'examine les conclusions que nous sommes actuellement en droit de tirer de tout cela sur l'origine des Vertébrés aériens.

PREMIERE PARTIE

LES MODES RESPIRATOIRES OBSERVÉS CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS

Dans une publication antérieure ⁽¹⁾, avec la collaboration de mon assistante, j'ai cherché à préciser la formule générale des mouvements respiratoires des Téléostéens, que Duverney (1701), Duméril (1807), P. Bert (1870), T. Kuiper (1907), Baglioni (1908) ont successivement modifiée. Et la considération de types variés, marins pour la plupart et munis d'un appareil branchiostège bien développé, nous a conduits à la description suivante, qu'il convient de rappeler, parce que je vais avoir à l'utiliser et à la contrôler chez les types plus nombreux qui seront décrits dans la suite.

L'agrandissement inspiratoire des cavités buccale et branchiale s'effectue par l'abduction de la paroi latérale, par l'abaissement du plancher bucco-pharyngien et par l'épanouissement de l'appareil branchiostège. — Des liaisons anatomiques multiples rendent solidaires les mouvements de beaucoup de pièces de l'appareil respiratoire et assurent le synchronisme de leur jeu: ainsi, l'abaissement de la mâchoire inférieure, déterminé par l'abduction de la face et le retrait de l'hyoïde, se fait, brusquement, tout au début de la phase inspiratoire. — Le bord libre de la membrane branchiostège et de l'opercule, jouant le rôle de valvule, reste appliqué sur la peau de la région claviculaire, et quelquefois par le resserrement de sa marge distale, et surtout par l'effet de la diminution de pression naissant dans la chambre branchiale qu'elle recouvre. — Comme le volet operculaire, paroi latérale de la cavité branchiale, est

⁽¹⁾ V. WILLEM et L. DE BERSAQUES-WILLEM, Les types de mouvements respiratoires chez les Téléostéens (*Mémoires in-8° de l'Académie royale de Belgique [sciences]*, t. IX, 1927).

plus ou moins mobile sur la grande pièce faciale qui limite latéralement la cavité bucco-pharyngienne et qui est mue par des muscles plus puissants, son abduction retarde sur celle de la face; en d'autres termes, la chambre branchiale ne se trouve remplie complètement qu'avec un certain retard sur la cavité bucco-pharyngienne.

Dans la phase expiratoire, qui est généralement beaucoup plus courte que la phase inspiratoire, ces différentes pièces reviennent à leur position initiale, d'un mouvement d'ensemble. Dès le début, la mâchoire

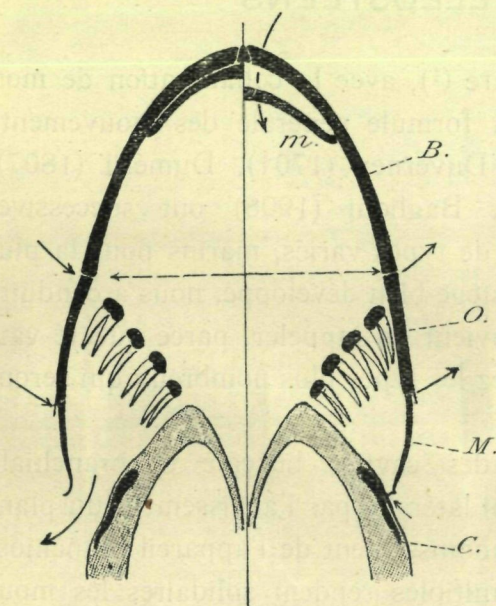


FIG. 1. — Schéma de la projection horizontale des parois de la cavité bucco-branchiale : à gauche, au début de l'expiration; à droite, au début de l'inspiration.

B., paroi latérale de la cavité bucco-pharyngienne;

C., clavicule;

M., appareil branchiostège;

O., opercule;

m., mâchoire inférieure abaissée.

inférieure se relève et la fermeture de la bouche se fait d'ailleurs, immédiate, par le reflux de la valvule buccale. — L'eau devant s'évacuer par l'arrière de la chambre branchiale (le long d'une région, étendue ou resserrée, du bord du battant operculaire et de la membrane branchiostège), les chambres branchiales reçoivent le trop-plein de la cavité bucco-pharyngienne, de sorte que l'adduction des volets branchiaux et surtout le retour des membranes branchiostèges s'achèvent avec un certain retard, qui varie avec le débit de l'orifice expiratoire et la rigidité des parois des chambres branchiales.

Mais cette définition du type général des mouvements respiratoires n'était qu'un travail préliminaire. Pour peu qu'on observe, en effet, des

Téléostéens vivants, il apparaît que les divers types ne respirent pas sur un mode identique. Déjà Baglioni ⁽¹⁾, qui a étudié, non pas quelques poissons d'eau douce, comme ses prédécesseurs, mais de nombreuses formes marines accessibles à la Station zoologique de Naples, a eu le mérite de reconnaître que les manœuvres respiratoires peuvent varier d'allure selon les types observés: il a constaté notamment que la membrane branchiostège peut jouer un rôle plus ou moins important et il a montré, entre autres résultats, que la plupart des poissons vivant sur le fond respirent sur un mode différent de celui des formes nectoniques. Mais le physiologiste italien n'a donné qu'une esquisse provisoire des variations possibles des manœuvres respiratoires chez les Téléostéens; et encore, les catégories qu'il a voulu distinguer ne sont pas toujours exactes; de plus, il est de ses descriptions, celles qui concernent les Muraenides, les Lophobranches, qui comportent des erreurs anatomiques étranges.

Ces lacunes m'ont engagé, il y a tout un temps déjà, à observer systématiquement les mouvements respiratoires des Téléostéens que j'avais l'occasion de me procurer à Gand, à l'Aquarium de Bruxelles, à la Station zoologique de Wimereux, au Laboratoire de Roscoff. Le nombre de ces types n'a pas été aussi considérable que je le souhaitais: une fois encore, j'ai fait la pénible expérience que le naturaliste qui veut étudier le fonctionnement d'organes dans des conditions normales voit ses ressources singulièrement plus limitées que l'anatomiste, auquel suffit du matériel conservé. La plupart des formes pélagiques ne supportent pas les manipulations et sont inaccessibles à l'expérimentation; mais le Saumon d'eau douce, les Truites et quelques poissons plus observables encore, comme les Cyprins, le Brochet, m'ont permis de comprendre les caractéristiques des mouvements respiratoires chez les formes constamment nageuses. Plus abordables ont été les formes de fond, dont les nombreux types se gardent aisément dans les aquariums bien conditionnés. Enfin, il convient de dire que ce sont les poissons que nous voyons s'enfouir dans le sol qui ont, avant les autres, attiré mon attention, et que c'est le

⁽¹⁾ S. BAGLIONI, Der Atmungsmechanismus der Fische (*Zeitschrift für allgemeine Physiologie*, 1908, Bd. VII).

polyphylétisme de ce groupement éthologique curieux qui m'a engagé au début à étudier les séries auxquelles ils appartiennent vraisemblablement.

En fin de compte, j'ai eu à ma disposition une quarantaine de formes, suffisamment variées pour qu'il soit possible de se rendre compte dans quelles mesures varient les mouvements respiratoires des Téléostéens (1).

Concurremment avec l'observation des variations fonctionnelles, j'ai dû naturellement considérer les dispositions anatomiques des mécanismes correspondants. Pour la musculature, j'ai rencontré les données fournies par Vetter (2), Borcea (3), Holmqvist (4), Dietz (5), dont les recherches ont établi ce que nous savons en anatomie comparée de la musculature des arcs céphaliques et de leur innervation. Mais autre chose est de bâtir le schéma d'un groupe musculaire et de son innervation, pour le rattacher à un type initial de constricteur branchial; autre chose, se rendre compte de ses rapports exacts avec le squelette en vue d'en comprendre l'action directe ou lointaine: d'où pour moi la nécessité d'un

(1) Cypriniformes: *Cyprinus*, *Leuciscus*, *Carassius*, *Tinca*; Clupéiformes: *Salmo* (*salar*, *fario*); Esociformes: *Esox*, *Belone*; Anguilliformes: *Anguilla*, *Conger*; Gastérostéiformes: *Gasterosteus*, *Spinachia*, *Syngnathus*, *Entelurus*, *Nerophis*, *Hippocampus*; Perciformes: *Perca*, *Eupomotis*, *Labrus*; Gobiiformes: *Gobius*, Scorpaeniformes: *Cottus*, *Trigla*; Trachiniformes: *Trachinus* (*draco*, *viperæ*) *Ammodytes lanceolatus*; Blenniiformes: *Blennius*, *Centronotus*, *Callionymus*, *Lepa dogaster* (*gouani*, *microcephalus*); Zéorhombides: *Zeus*, *Pleuronectes*, *Rhombus*; Gadides: *Gadus* (*morrhua*, *pollachius*, *luscus*), *Onos*; et, à part, deux Labyrinthidés: *Macropodus* et *Osphromenus*.

(2) B. VETTER, Untersuchungen zu der vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische (*Iena'sche Zeitschrift für Naturw.*, 1878, Bd. XII).

(3) I. BORCEA, Observations sur la musculature branchiostégale des Téléostéens (*Annales scientifiques de l'Université de Jassy*, t. IV, 1907).

(4) O. HOLMQVIST, Studien in der von den Nn. Trigemini und Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische (*Acta Universitatis Lundensis*, 1911, VII).

(5) P. A. DIETZ, Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier (*Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel*, Bd 22, 1914-1921).

travail de seconde main, long et souvent fastidieux. J'en note le résultat utile sous forme de dessins, me contentant d'ordinaire de signaler succinctement ce qui en est indispensable pour la compréhension des manœuvres respiratoires.

C'est, parmi les muscles des arcs viscéraux qui m'intéressaient, les muscles hyohyoïdiens surtout qui ont présenté les variations les plus prononcées : c'est précisément ceux-là que Vetter, Holmqvist et Dietz ont le moins attentivement considérés, et Borcea, qui en a fait une étude particulière, donne des dessins peu clairs, de formes moins nombreuses. J'ai figuré de mon mieux, au passage, les aspects que j'ai rencontrés. — D'autre part, je me suis persuadé, contrairement à l'assertion de Vetter et de Borcea, que le *m. hyohyoideus inferior* n'est pas un muscle inspireur, mais expirateur au même titre que le *m. hyohyoideus superior* : un rôle dans la manœuvre inspiratrice n'apparaît nettement chez une fraction de l'*hyohyoideus* qu'à partir du stade où sa portion latérale s'est différenciée en petits muscles particuliers, agissant sur les bases des rayons branchiostèges; *Belone* fournit la première indication de cette spécialisation, très poussée dans le groupe des Acanthoptérygiens ⁽¹⁾.

CHAPITRE PREMIER

Groupe des Cyprinides (*Cyprinus*, *Carassius*).

Les Cyprinides ont constitué le matériel exclusif ou principal de presque toutes les recherches qui ont porté sur les mouvements respiratoires de Téléostéens : j'ai rappelé l'évolution qu'a subie la description de

(1) Une remarque préliminaire, d'ordre secondaire : dans la numération des arcs branchiostèges, j'ai été amené, contrairement à l'usage, à commencer par le rayon le plus dorsal : il m'a paru plus rationnel de progresser, le long de l'hyoïde, en allant de son insertion cranienne vers son extrémité distale. Cette manière de procéder est aussi plus pratique, en raison du fait que le rayon dorsal a sur les autres une certaine priorité : il peut prendre un développement considérable (*Gobius*), tandis que les derniers rayons ventraux ont des dimensions réduites et peuvent disparaître.

ces mouvements, depuis Duverney (1701) jusqu'à François-Franck (1906) et T. Kuiper (1907) ⁽¹⁾, qui en a le mieux noté les phases.

Il convient cependant de rappeler quelques détails anatomiques et de préciser quelques points des manœuvres respiratoires: après examen

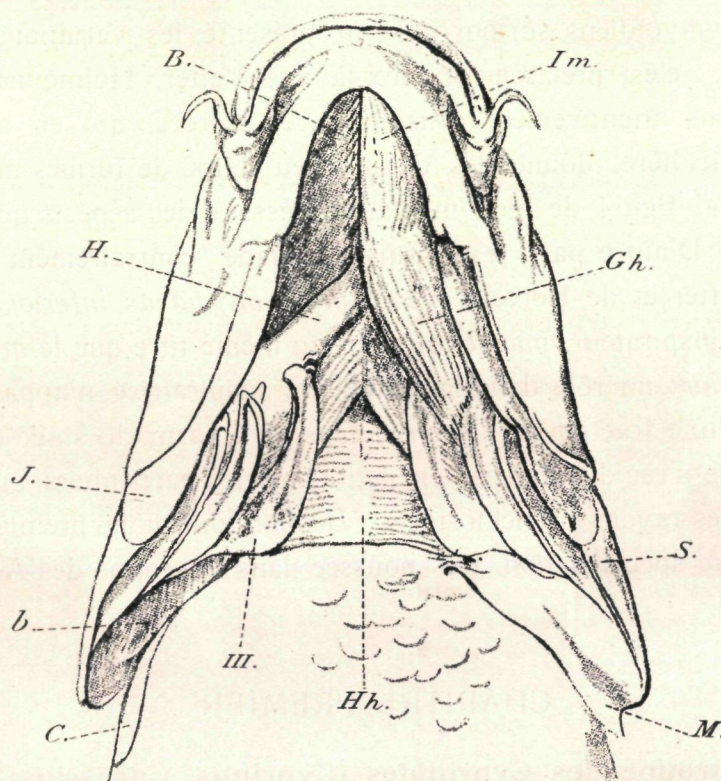


FIG. 2. — *Cyprinus carpio*.

Dissection de la région ventrale de l'appareil respiratoire;
à droite, la peau a été partiellement enlevée; en plus, à gauche,
la membrane marginale.

B., plancher de la cavité buccale;
b., lamelles de la IV^e branchie;
C., clavicule;
Gh., m. geniohyoïdeus;
Hh., m. hyohyoïdeus;
Im., m. intermandibularis;

J., interoperculaire;
M., membrane marginale de l'opercule;
S., suboperculaire;
H., hyoïde;
III., rayon branchiostège ventral.

⁽¹⁾ TACO KUIPER, Untersuchungen über die Atmung der Teleostier (*Archiv für die gesammte Physiologie*, 1907, Bd. CXVII).

de *Cyprinus carpio*, *Carassius vulgaris*, *Leuciscus rutilus* et *Tinca vulgaris*, je m'en tiendrai surtout à l'exemple de la Carpe et du Carassin.

L'appareil branchiostège comporte des rayons, relativement larges et courts, au nombre de trois (fig. 2). Dans le système du *m. hyohyoideus*, on observe (fig. 3) un premier groupe, très homogène, de trois bandelettes musculaires (II) unissant successivement entre eux l'opercule et les rayons branchiostèges (*m. hyohyoideus superior*) ; du rayon branchiostège ventral continue un muscle plat, transversal (*Hh*, III), *m.*

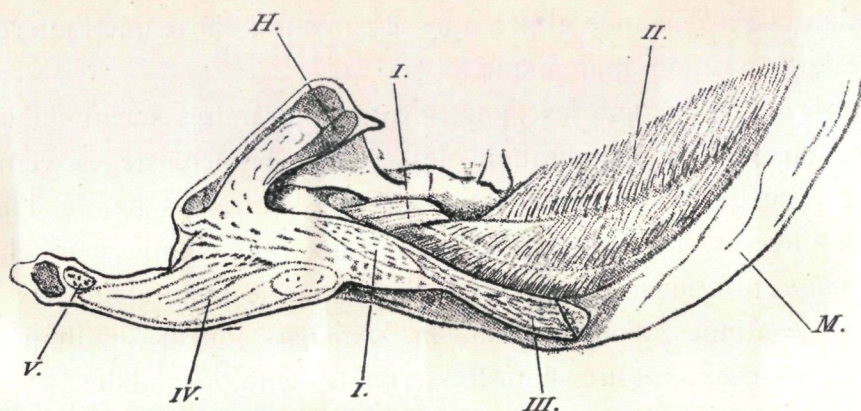


FIG. 3. — *Cyprinus carpio*. Coupe sagittale du plancher buccal, après enlèvement, par désarticulation, de tout le système de l'urohyal.

H., hoyoïde;

M., membrane marginale;

I., portion antérieure du m. hyohyoideus;

II., bandes musculaires des constrictors des rayons branchiostèges;

III., portion postérieure du m. hyohyoideus;

IV., m. geniohyoideus;

V., m. intermandibularis.

hyoyoyideus inferior, qui va rejoindre son congénère de l'autre côté. Puis, plus en avant (I, fig. 3), se distingue une autre portion du même muscle, que n'a pas remarquée Vetter ⁽¹⁾; ses fibres obliques passent plus ventralement que la précédente et se continuent sur la face interne de la membrane branchiostège par deux bandes allant s'attacher à l'hoyoïde lui-même.

(¹) B. VETTER. Ouvrage cité, Taf. XIV, fig. 12, *Barbus*.

Ce *m. interhyoideus*, rapprochant les deux hyoïdes, ne peut intervenir, en dehors de son rôle dans la déglutition, que dans la manœuvre expiratoire. Quant au *m. hyohyoideus* proprement dit, on le subdivise, depuis le travail de Vetter, en deux portions qui constituent « allerdings zwei besonders auch in ihrer Wirkung verschiedene Gebilden » (p. 516) : le *m. hyoideus superior* resserre la portion interradiale de la membrane branchiostège et le *m. hyohyoideus inferior* serait l'antagoniste du précédent, parce que, en produisant une extension des rayons inférieurs, il déterminerait une fermeture plus complète, du côté ventral, de la fente branchiale. Ceci demande à être précisé par autre chose que l'interprétation de la disposition anatomique.

Chez le Carassin, que les mouvements respiratoires soient faibles ou amples, on voit, à l'inspiration, les rayons branchiostèges ventraux s'écarter l'un de l'autre sur la ligne médiane, entraînés par le déplacement de l'hyoïde, au même titre que les deux rayons supérieurs. Le *m. hyohyoideus inferior* n'est donc pas ici un muscle inspirateur ; les deux portions, continues d'ailleurs, du *m. hyoideus* jouent simultanément, dans la phase expiratoire, pour resserrer la fente operculaire.

En résumé, on voit, lors de l'inspiration, sous l'influence de l'abaissement de l'hyoïde, le bord supérieur du rayon branchiostège dorsal s'écarter un peu du bord du volet ; l'abduction de celui-ci n'entraîne qu'un minime étalement des trois lames branchiostèges, dont les articulations rayonnantes s'élargissent faiblement et régulièrement : la surface de la membrane branchiostège se maintient donc d'une venue avec celle du reste de la paroi de la chambre branchiale ; l'ensemble prend seulement une voussure plus grande, avec un minimum du jeu des articulations de ses pièces. Et, comme nous l'avons dit, les bords ventraux des deux membranes branchiostèges s'écartent souvent un peu l'un de l'autre, en glissant sur la peau ventrale, tandis que la membrane marginale glisse vers l'avant, en se déformant, sur la peau de la ceinture scapulaire (fig. 2, M).

Le jeu du battant operculaire par rapport au préoperculaire, qu'a déjà signalé T. Kuiper, est très peu marqué : on le distingue le mieux à l'élargissement rythmique de l'articulation verticale. Et surtout à l'expi-

ration, plus brusque ⁽¹⁾, se perçoit le retard du volet sur l'adduction générale des parois latérales.

L'orifice expiratoire, en respiration tranquille, comporte toute la portion de la fente postoperculaire qui surmonte le bas du pédoncule de la nageoire pectorale; mais l'écart de la membrane marginale est plus considérable dans sa région tout à fait dorsale, où se marque une ondulation particulière qui persiste plus longtemps, au niveau de l'échancrure de l'operculaire.

*
* *

Echoué sur le fond ou nageant paresseusement après des repas copieux, le Carassin effectue des mouvements respiratoires de faible amplitude, la bouche s'ouvrant peu, sur un rythme d'environ soixante à la minute. Autrement, le rythme devient très variable: après trois ou quatre manœuvres respiratoires, par exemple, la bouche peut rester fermée pendant un intervalle d'une à deux secondes, ces alternatives allant de pair avec les mouvements natatoires du poisson, avec ses voltes. S'il se lance d'une oscillation plus brusque de la queue, la bouche reste fermée, ou à peu près, et il semble que l'adduction des opercules, d'abord rabattus sur la peau de l'abdomen, se relâche de façon à entr'ouvrir les fentes branchiales; malheureusement cette nage plus rapide

(1) La manœuvre expiratoire est, comme c'est le cas ordinaire, plus courte que l'inspiration. Mac Kendrick, en 1879, a publié des graphiques qui contredisent, au premier abord, cette affirmation. Kuiper a déjà relevé cette particularité, qu'il attribue à un défaut du procédé d'inscription, l'emploi de tambours de Marey, qui aurait exigé du battant operculaire un effort supplémentaire excessif. Il y a probablement du vrai dans ce reproche adressé aux conclusions d'une note qui est restée à l'état de communication préliminaire. Mais tels qu'ils sont, les graphiques enregistrent néanmoins le retard du volet sur le préoperculaire à l'expiration: ils annexent à celle-ci un second mouvement dicrotique qui n'est probablement qu'une adduction passive du volet au début de la phase inspiratoire, mouvement qui allonge anormalement le tracé expiratoire (fig. 10, pl. XXVIII). — Je signale en passant que les graphiques correspondant à nombre de poissons marins décèlent le diphasisme que j'ai démontré à l'inspiration.

MAC KENDRICK. On the respiratory movement of fishes (*Journal of Anatomy and Physiology*, vol. XIV, 1, 1879).

du Cyprin est de trop courte durée pour que l'observateur soit certain du fait aperçu.

Cette incertitude m'a inspiré l'idée de tourner la difficulté de semblables observations, par une expérience où le poisson immobilisé serait placé dans un courant continu, de direction convenable. Pour cela, je le maintenais sous l'eau, de la main doucement serrée, dans un manchon d'Algues, de telle sorte que son rythme respiratoire, continu, reste analogue au rythme normal. Puis je dirigeais vers son museau le jet très modéré sortant d'un tuyau large, dont l'action directe, d'ailleurs, se graduait en en faisant varier la distance et la direction.

Sous une intensité convenable du courant, les valvules operculaires marginales ne se ferment plus à la phase inspiratoire et vibrent même quelquefois, sous l'action d'un flux continu: les mouvements d'abduction et d'adduction alternatifs de l'opercule s'effectuent ainsi à partir d'une position plus latérale que d'ordinaire; et il se fait que le rythme respiratoire s'en accélère notablement: il passe, par exemple, de 40 à 60 à la minute ⁽¹⁾.

Et graduant convenablement l'action directe du courant d'eau dirigé vers le museau, on peut arriver à réduire à presque rien le flux constant traversant l'appareil respiratoire, c'est-à-dire à fermer un instant la valvule operculaire à l'inspiration: à ce moment, le rythme respiratoire s'est à nouveau ralenti et l'on peut observer que la bouche ne s'ouvre que de façon très réduite, par un abaissement de la mandibule beaucoup moindre que dans les conditions ordinaires. On a ainsi réalisé de façon durable et perceptible la série des aspects observés fugitivement pendant la natation rapide du poisson.

Il apparaît ainsi que, pour une certaine rapidité, souvent réalisée, de la natation, le courant de progression, dirigé vers la bouche, neutralise, à l'inspiration, la baisse de pression intrabuccale qui résulterait, dans des circonstances autres, de la manœuvre inspiratoire, d'ailleurs peu

⁽¹⁾ Cette variation du rythme respiratoire n'a donc rien à voir avec la composition respiratoire de l'eau, mais plutôt avec le travail à effectuer par les organes mobiles. Semblable résultat montre, encore une fois, que l'abduction inspiratoire, fût-elle déterminée passivement, déclenche, par voie réflexe, la manœuvre inverse.

ample; et que, la pression bucco-branchiale restant positive, il s'établit momentanément un courant direct de la bouche entr'ouverte aux fentes operculaires non closes. Il y a là un phénomène d'importance fondamentale, que nous allons retrouver chez d'autres poissons nageurs.

CHAPITRE II

Groupe des Salmonides (*S. salar*, *S. irideus*)

On trouve du type Saumon une belle description du crâne dans W. K. Parker ⁽¹⁾; O. Holmqvist ⁽²⁾ décrit les muscles du groupe du *geniohyoideus*; la figure 5 ci-contre donne l'allure de la musculature branchiostégale.

Celle-ci forme une nappe mince située en grande partie à la face interne des rayons branchiostèges. On peut y distinguer, d'une part, un système de courtes bandes musculaires passant respectivement de la crête interne de l'operculaire au bord antérieur du rayon supérieur, puis de la face interne de chaque rayon au bord dorsal du suivant; ce système de bandes qui, à la région dorsale de la membrane, occupait à peu près toute la longueur du premier rayon, se rétrécit progressivement vers le bas, pour finir en pointe à la hauteur de l'extrémité distale de l'avant-dernier rayon branchiostège ⁽³⁾. — La zone proximale des rayons, délaissée par ce premier système, est occupée par des fibres plus longues, formant un éventail accroché par gradins à la plupart des rayons, et qui se termine par un tendon commun (*t*) allant s'attacher à l'hypohyal de l'autre côté. — De plus, on distingue entre ce tendon et l'hyoïde une masse aplatie de fibres musculaires (*m. 3*), partant du bord ventral de

⁽¹⁾ W. K. PARKER, On the structure and development of the skull in the Salmon (*Philos. Transact. Roy. Soc. London*, vol. 163, 1873). Mes exemplaires n'avaient que onze rayons branchiostèges.

⁽²⁾ O. HOLMQVIST, Zur vergleichenden Morphologie der MM. intermandibularis, protractor hyoidei und hyohyoideus (*Acta Universitatis lundensis*, 1911, p. 55).

⁽³⁾ Il n'est donc pas tout à fait exact de décrire le *m. hyohyoideus superior* de *Salmo* comme formé d'une couche uniforme de fibres ininterrompues.

l'hyoïde lui-même pour se continuer par une lame tendineuse accompagnant le tendon précédent; elle constitue une portion assez particulière du *m. hyohyoideus inferior*: le résidu peu différencié du *m. interhyoideus* embryonnaire.

Le reste du *m. hyohyoideus* se trouve ainsi constitué par deux portions non pas superposées en hauteur, mais juxtaposées dans le sens

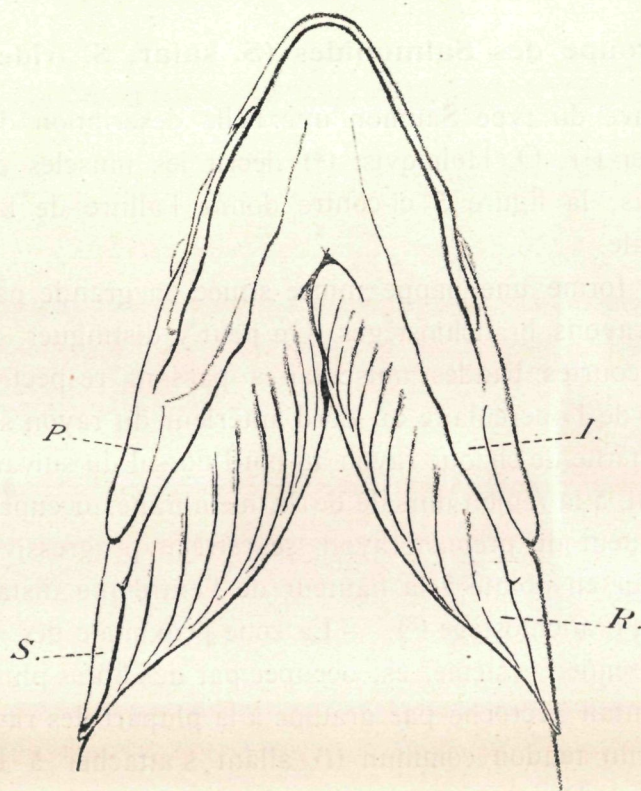


FIG. 4. — *Salmo salar*. Vue ventrale de la tête.

I., interoperculaire;
P., préoperculaire;

R., rayon branchiostège supérieur;
S., suboperculaire.

antéro-postérieur: tout d'abord un ensemble (m^1) qui peut se dénommer *m. hyohyoideus superior*, et plus antérieurement un muscle intéressant tous les rayons branchiostèges et se terminant par un tendon croisé; ici encore, la dénomination de *m. hyohyoideus inferior* ne trouve pas d'application rationnelle.

Et ce muscle croisé ne paraît pas non plus être un muscle extenseur

des rayons branchiostèges, à rôle inspirateur. En fait, on voit sur le poisson vivant que, si l'amplitude de la manœuvre respiratoire reste faible, — ce qui est le cas pour les Salmonides qui nagent tranquillement en eau froide et bien aérée, — les rayons branchiostèges ventraux restent sensiblement immobiles. Et lorsque l'abduction de l'hyoïde et de l'opercule s'amplifie notablement, les bords ventraux des membranes branchiostèges

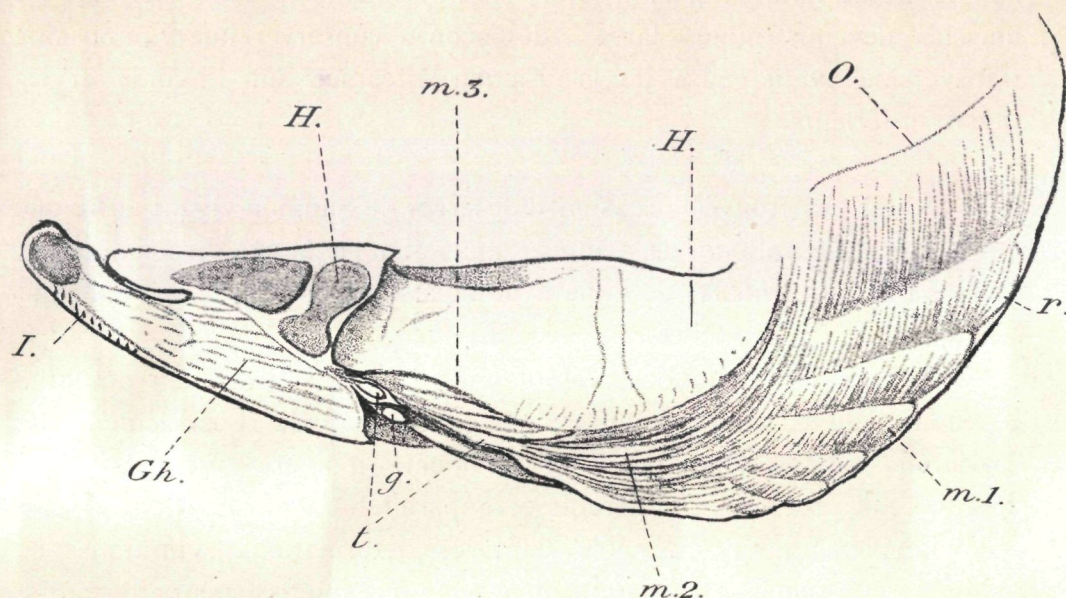


FIG. 5. — *Salmo salar*.

Coupe sagittale de la partie antérieure du plancher buccal,
puis suivant la fente branchiale droite; vue interne.

- | | |
|---|--|
| Gh., m. geniohyoideus; | m. 2., système général, plus antérieur, du |
| g., tendon du m. hyohyoideus gauche; | m. hyohyoideus; |
| H., hyoïde; | m. 3., portion du m. hyohyoideus, insérée |
| I., m. intermandibularis; | sur l'hyoïde (interhyoïdeus); |
| m. 1., bande du premier système de l'hyo- | r., rayon branchiostège supérieur; |
| hyoïdeus; | t., tendon de m. 2.; |
| | O., operculaire, crête inférieure. |

s'écartent l'un de l'autre et leur entrecroisement antérieur diminue. Je n'ai jamais constaté d'extension ventrale des rayons branchiostèges, qu'on pourrait attribuer à l'une ou l'autre portion du m. *hyohyoideus*: ce muscle me paraît être dans son ensemble, en plus de son rôle dans les manœuvres de la déglutition, un muscle expirateur.

L'appareil branchiostège des Salmonides se différencie de celui des Cyprinides par un certain nombre de caractères qui vont de pair avec une extension ventrale, poussée au maximum, des fentes branchiales, celle-ci en rapport, vraisemblablement, avec le besoin d'une circulation plus intense de l'eau respiratoire: nombre beaucoup plus grand des rayons branchiostèges; déplacement vers l'avant des insertions, devenues tendineuses, du *m. hyohyoideus inferior*, et croisement de ces insertions de muscles devenus moins larges, de façon à conserver une composante transversale avantageuse de la traction effectuée sur l'hyoïde et les rayons inférieurs.

Je n'ai pas trouvé l'occasion d'observer de Saumon vivant autre que de jeunes échantillons de l'année; mais j'ai eu à ma disposition des Truites (*fario* et *irideus*) de taille avantageuse, dans mes bacs et surtout à l'Aquarium de Bruxelles.

Chez la Truite on observe un jeu très perceptible, peu accentué cependant, du battant operculaire sur le préopercule. Les éléments de l'appareil branchiostège jouent de la même manière que les pièces de l'opercule, de sorte qu'opercule et appareil branchiostège constituent fonctionnellement un ensemble dont les déformations rythmiques se réduisent en somme à un bombement et à un réaplatissement alternatifs. L'expiration de l'eau se fait surtout au-dessus du pédoncule de la nageoire pectorale.

L'intérêt de la respiration des Salmonides résidait, pour moi, surtout dans l'allure que prennent les mouvements respiratoires au cours d'une nage un peu rapide: j'ai pu la noter, à l'Aquarium de Bruxelles, chez un grand exemplaire de *Fario*. La bouche restait entr'ouverte et il persistait des mouvements respiratoires, mais de faible amplitude. De ce fait que l'inspiration est peu accentuée, il découle que la baisse de pression buccale qui devrait en résulter, à l'état de repos, serait peu marquée, et qu'elle se trouve probablement, dans les conditions considérées, contrebalancée par l'entrée de l'eau correspondant à la progression du poisson. Vraisemblablement aussi, il n'y a plus, à l'arrière, de fermeture de la membrane marginale et la fente operculaire ne se trouve pas close. Il est ainsi possible, probable plutôt, qu'à la phase d'inspiration l'eau entre dans la

bouche avec une pression positive et qu'elle file, pour ainsi dire d'une venue, jusqu'aux branchies et aux fentes de sortie.

J'ai trouvé une nouvelle confirmation de ce fait dans une observation effectuée sur le Brochet, que je vais traiter immédiatement.

CHAPITRE III

Esox lucius, *Belone acus*.

Je renvoie, pour la description de l'appareil branchial du Brochet, au mémoire de B. Vetter ⁽¹⁾ et à O. Holmqvist ⁽²⁾, pour l'analyse des éléments du *m. geniohyoideus*. Le Brochet possède quatorze rayons branchiostèges, longs et minces; le *m. hyohyoideus inferior*, à disposition longitudinale (en raison de l'extension ventrale de la fente branchiale), va s'insérer sur le cératohyal et sur l'épihyal par deux chefs, dont l'interne croise son congénère de l'autre côté.

En respiration tranquille, la fente buccale reste ouverte, laissant visible le jeu de la valvule buccale; la mandibule n'oscille guère; mais le plancher buccal, solidaire de l'appareil hyoïdien et branchial, joue verticalement de façon sensible. On remarque, à l'inspiration, un léger recul, dans le sens caudal, de la ceinture scapulaire, sous l'influence d'une contraction des muscles abdominaux.

On ne remarque pas, par l'observation du côté dorsal, de décalage entre le déplacement du volet et le mouvement d'abduction de la face; tout au plus, à l'inspiration, distingue-t-on une légère flexion élastique du bord postérieur du volet. Mais à l'expiration, plus brusque, un œil prévenu perçoit un retard du sous-operculaire, en rapport avec la localisation ventrale de l'orifice respiratoire principal.

Ceci nous amène à la description du jeu de la membrane branchiostège. A l'inspiration, celle-ci, par l'abduction de l'hyoïde et l'extension de

⁽¹⁾ *Mémoire cité* (fig. 10, vue centrale de la musculature; fig. 7, aspect de profil).

⁽²⁾ *Mémoire cité* (fig. VII, p. 54).

ses rayons, s'étale de façon que sa périphérie s'étend vers le bas et vers la région médiale du corps : ventralement, les bords des deux membranes arrivent à se recouvrir en avant du triangle formé par les saillies des muscles sternohyoïdiens, dans les cas où les mouvements respiratoires s'amplifient. On peut attribuer semblable extension des rayons branchiostèges aux deux branches, directe et croisée, du *m. hyohyoideus inferior*, dont Borcea fait, pour raisons de disposition anatomique, un abducteur externe et un abducteur interne de la membrane branchiostège (p. 208). Cela ne cadre pas immédiatement avec le rôle que nous avons constaté à l'*hyohyoideus* du Saumon; et je croirais volontiers qu'il faut faire intervenir encore la résistance passive des très gros muscles géniohyoïdiens⁽¹⁾, qui exercerait une traction latérale sur la base des rayons branchiostèges inférieurs, lorsque ceux-ci suivent le mouvement d'abduction et de rétraction de l'hyoïde.

Je signalerai aussi que le mouvement d'abduction de la phase inspiratoire n'apparaît pas diphasique: c'est un déplacement simple à vitesse qui se ralentit promptement.

Un autre phénomène de la phase inspiratoire a attiré mon attention chez un grand Brochet de l'Aquarium de Bruxelles, nageant lentement dans une direction fixe. L'inspiration était suivie d'une pause très longue, où la mâchoire inférieure restait immobile et la bouche entr'ouverte. On voyait alors la valvule buccale rester fléchie vers l'arrière, position indiquant la persistance du courant d'entrée dû exclusivement à la progression du poisson; nouvel indice d'un courant direct vers les fentes branchiales, qui a été signalé chez les formes précédentes.

A l'expiration, l'eau expulsée de la chambre branchiale soulève légèrement la marge cutanée bordant postérieurement l'opercule; mais la principale voie de sortie correspond aux extrémités des cinq rayons branchiostèges supérieurs; là, c'est-à-dire au niveau du pédoncule de la nageoire pectorale, la membrane marginale est écartée au maximum par le flux expiratoire; et elle prend là une forme ondulée, par l'écart plus

⁽¹⁾ Dont la contraction puissante intervient surtout dans la déglutition des grosses proies.

grand des segments correspondant à la portion distale, recourbée, de ses rayons branchiostèges.

C'est donc cette portion de la membrane branchiostège qui reste la dernière en phase d'expiration; et c'est sa moindre résistance qui retentit un peu sur la pièce sous-operculaire et qui détermine le léger décalage du mouvement de cette pièce par rapport au mouvement général des parois latérales des cavités respiratoires.

*
**

Je donnerai ici, en ordre secondaire, quelques faits concernant *Belone acus*.

J'ai eu l'occasion, à Pempoul (près de Roscoff), d'examiner deux exemplaires de *Belone* (Orphie), à la sortie du filet de capture; mais déjà ils étaient en état de dyspnée, avec mouvements respiratoires certainement très amplifiés, au rythme de 90 par minute; et il a été impossible, même en eau très aérée, de les ramener à une respiration qu'on pût qualifier de normale.

Dans ces conditions, le jeu vertical de la pointe de la mandibule était d'environ sept millimètres; à l'expiration, la fente buccale se fermait incomplètement, mais les valvules buccales empêchaient le reflux de l'eau: les bords de ces valvules viennent en contact surtout par le relèvement de la région médiale du repli ventral, plus développé, et par l'abaissement des parties latérales du repli supérieur; il semble que la langue, dont le balancement suit celui de l'hyoïde, renforce latéralement l'action de la valvule ventrale.

Les mouvements latéraux des opercules étaient relativement faibles, la pointe postérieure du volet effectuant des excursions latérales d'environ un millimètre; et ces mouvements suivaient assez exactement ceux des parois latérales de la cavité buccale.

Par contre, l'appareil hyoïdien joue plus activement: la pointe inférieure des hyoïdes descend de 4 à 5 millimètres à l'inspiration, écartant les replis cutanés flexibles qui forment une marge ventrale aux mâchoires inférieures.

Les portions ventrales des membranes branchiostèges, qui se recou-

vrent antérieurement, s'étalent ventralement, plus ou moins, selon l'abaissement des hyoïdes, de sorte que l'intersection des bords de ces membranes se déplace d'arrière en avant — et réciproquement — d'environ un centimètre: il y a là, très nettement cette fois, à l'inspiration, une extension des rayons branchiostèges ventraux. Or, nous trouvons, pour la première fois, chez *Belone*, des muscles extenseurs (« proximaux ») des rayons branchiostèges.

On peut voir sur la fig. 6 que le *m. hyohyoideus* se différencie en deux portions principales: d'une part, une nappe mince, s'attachant à la face interne des rayons branchiostèges, après être partie dorsalement de l'operculaire, et s'être interrompue le long d'une bande ovale correspondant à l'attache de la membrane branchiostège à l'opercule; puis diminuant de largeur progressivement, dans le sens ventral, pour former la bande de l'*hyohyoideus inferior* qui va s'insérer directement sur l'hyoïde du même côté (X). — D'autre part, du côté proximal des rayons, se distingue un système de faisceaux (E.) parallèles entre eux, mais formant un angle prononcé avec ceux de la nappe précédente, et s'insérant d'ailleurs sur les rayons branchiostèges jusque sous le bord proximal de la nappe distale. Parmi ces faisceaux, il s'en trouve un, le plus dorsal, qui unit le bord de l'operculaire au rayon branchiostège dorsal; une série d'autres relie la base des rayons branchiostèges à l'hyoïde; les plus ventraux, partant des rayons les plus antérieurs, se continuent par le tendon croisé qui va s'insérer sur l'hyoïde du côté opposé (Td.). Il y a là tout un ensemble de faisceaux assez distincts, s'insérant sur les rayons successifs, souvent par des fibres tendineuses particulières, qui représente un système, peu dissocié encore, de petits muscles extenseurs des rayons branchiostèges.

J'attache à cette structure du *m. hyohyoideus* chez *Belone* une portée spéciale. Elle me paraît indiquer qu'il est prématuré de diviser, d'une façon générale, tout au moins au point de vue physiologique, le *m. hyohyoideus* en deux parties superposées dans le sens vertical: un *m. hyohyoideus inferior*, auquel les morphologistes semblent attribuer implicitement le rôle d'extenseur de la membrane branchiostège (inspirateur), et un *m. hyohyoideus superior* (procédant d'ailleurs embryologiquement du premier) qui agit comme constricteur et expirateur. Je

crois pouvoir conclure de ce que j'ai vu chez les Téléostéens précédemment décrits que, quand il y a deux muscles fonctionnellement différents, ils se présentent comme distincts dans le sens antéro-postérieur: la portion distale, dans toute sa hauteur, joue à l'expiration; la portion proximale constitue l'ensemble des muscles extenseurs proximaux, inspira-

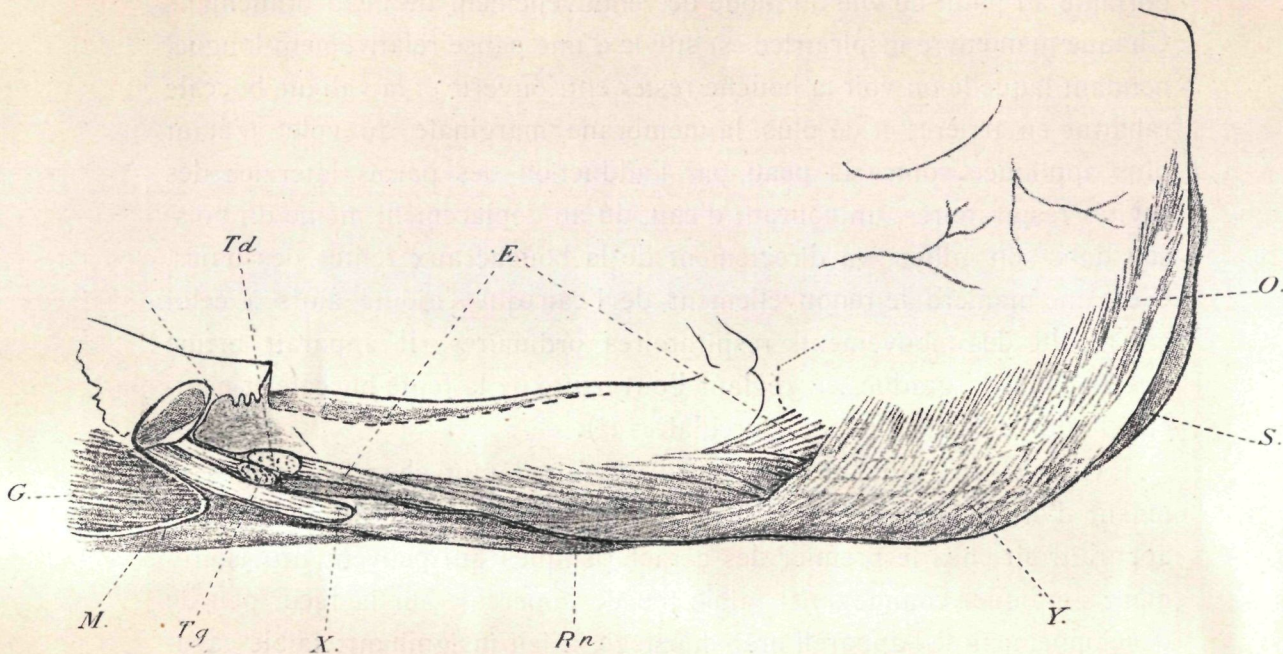


FIG. 6. — *Belone acus*. Appareil branchiostège droit, vu de la face interne.

- | | |
|--|---|
| E., faisceau des m. extenseurs des rayons branchiostèges; | plus antérieurement, son bord passe du côté dorsal de celui de la membrane gauche); |
| F ₁ ., première fente branchiale; | |
| G., m. geniohyoïdeus droit; | S., bord du suboperculaire; |
| M., bord ventral de la mâchoire inférieure; | Td., tendon, coupé, de la portion croisée du m. hyohyoïdeus droit; |
| O., union de la membrane branchiostège à l'operculaire; | Tg., tendon de la portion croisée du m. hyohyoïdeus gauche; |
| Rn., extrémité du rayon branchiostège le plus ventral (la membrane branchiostège droite passe ventralement sur la membrane gauche jusqu'en ce point; | X., portion directe du m. hyohyoïdeus droit; |
| | Y., nappe du m. hyohyoïdeus superior. |

teurs. La vérification décisive de cette opinion nécessiterait du matériel vivant plus varié que les ressources ordinaires et des expériences sur les manœuvres de la déglutition, qui sortent du cadre de mes recherches actuelles.

Au point de vue de la classification des types respiratoires, certaines des observations qui précèdent, faites sur *Carassius*, la Truite et le Brochet, permettent déjà une conclusion d'ordre général. Nous avons constaté que chez ces poissons, au cours d'une nage continue, les mouvements respiratoires diminuent d'amplitude et présentent une allure importante au point de vue du mode de renouvellement de l'eau branchiale. Chaque manœuvre inspiratrice est suivie d'une pause relativement longue, pendant laquelle on voit la bouche rester entr'ouverte et la valvule buccale rabattue en arrière; et de plus, la membrane marginale du volet n'étant plus appliquée contre la peau par l'adduction des parois latérales des cavités respiratoires, un courant d'eau, dû au déplacement même du poisson dans son milieu, va directement de la bouche aux fentes des ouïes. C'est une manière de renouvellement de l'eau qui s'ajoute alors à celui qui résulte des mouvements respiratoires ordinaires. Il apparaît même que l'animal le gradue, en réglant l'ouverture de la fente buccale et peut-être l'adduction des volets operculaires ⁽¹⁾.

C'est là un adjuvant important, qui fait défaut chez les formes se tenant d'ordinaire posées sur le fond; de la comparaison des deux types apparaîtront chez le premier des caractéristiques qui peuvent provisoirement s'indiquer comme suit: faible jeu de l'opercule sur la face; peu de développement de l'appareil branchiostège, à jeu insignifiant; faible capacité des cavités respiratoires, ampleur des orifices expiratoires.

Baglioni, qui a pu étudier à la Station zoologique de Naples des formes variées de Téléostéens, a déjà remarqué cette opposition entre les poissons nectoniques et les poissons de fond; il a établi pour ceux-là un « premier type respiratoire », qu'il cherche à caractériser en une description assez longue (p. 207-8), dont les points saillants peuvent se relever comme suit:

a) A l'inspiration, « Erweiterung hauptsächlich der dorsoventralen und seitlichen Hauptdurchmesser der Mund- und Kiemenhöhlen bei

⁽¹⁾ D'autre part, en cas de dyspnée avec mouvements amples, la membrane marginale reste écartée de la peau, et dès le début de l'inspiration, un remous amène immédiatement de l'eau extérieure sur les lamelles flottant tout près de la fente operculaire.

geöffneter Mundöffnung. Die Erweiterung des antero-posterioren Hauptdurchmessers durch Tätigkeit des Branchostegalapparates ist vielleicht nicht so bedeutend, obwohl immer ganz deutlich vorhanden. »

En d'autres termes, ce sont les dimensions verticales et transversales des cavités respiratoires qui varient surtout par le jeu de leurs parois ⁽¹⁾; l'appareil branchiostégal n'intervient guère pour influencer rythmiquement la dimension antéro-postérieure.

b) L'orifice expiratoire (Branchiostegalklappe) se trouve au milieu postérieur de l'opercule, et le courant expiratoire est dirigé directement d'avant en arrière. « Dies bedeutet einfach dass der Atemwasserstrom die eigenen Vorwärtsbewegungen dieser Tiere unterstützt oder unterstützten kann. Dagegen ist die in Rede stehende Klappe bei der Gruppe der Grundfische ausnahmslos (ceci est inexact) am oberen hinteren Abschlusse des Kiemendeckels angebracht, derart, dass der Expirationswasserstrom von unten nach oben gerichtet ist. Dies bedeutet nichts anders, als dass der dadurch entstehende Wasserstrom den Fischkörper von oben nach unten zu drücken sucht, d.h. zu seiner sitzenden Lage beiträgt oder beitragen kann. » (p. 225). Je ne me représente pas que le courant normal d'expulsion puisse avoir, dans les sens indiqués, une influence digne de mention.

c) A en juger surtout par les graphiques de *Serranus* et de *Corvina* (Taf. 5), la phase expiratoire serait plus courte: l'auteur ne remarque pas que c'est l'expression d'une grandeur plus considérable de l'orifice expiratoire. De même, la manœuvre inspiratoire est plus brusque au début, de sorte que la courbe inspiratoire est, sur les graphiques, divisée en deux segments d'inclinaison cassée: c'est la traduction d'une liaison plus

⁽¹⁾ A noter que l'auteur italien, qui consacre treize pages (pp. 190-203) à une description de l'appareil dont le jeu renouvelle l'eau respiratoire (des données de seconde main), identifie le « Mundhöhlenbodem » avec l'Unterkiefer, négligeant le jeu de l'hyoïde (le m. adductor mandibulae, sous le nom de m. masseter, ouvre la bouche, p. 193); il ignore le jeu d'abduction et d'adduction de l'arc suspenseur de la mandibule, parois latérales de la cavité buccale: le m. adductor arcus palatini, l'adductor hyomandibularis ne figurent que comme relevant la mandibule...

étroite, chez *Corvina* comparé à *Trigla* (fig. 7), de l'appareil branchios-tège à l'opercule.

d) Sur toutes les courbes se remarque une longue pause après le mouvement d'abaissement de la mandibule. « Dies will offenbar besagen, dass, nachdem das Maul geöffnet wurde, es eine Zeitlang im unveränderten Oeffnungszustand verharrt, während etwa zu gleicher Zeit sich der Branchiostegalapparat langsam völlig ausspannt, indem dadurch das Atemwasser in die Mund- und Kiemenhöhle angesaugt wird. » Ceci est une caractéristique des mouvements inspiratoires chez tous les Téléostéens, l'abaissement de la mâchoire inférieure n'étant que le début des manœuvres de cette phase, comme nous l'avons exposé dans une note précédente.

e) Les mouvements de la mâchoire précèdent les mouvements correspondants de l'opercule; or, ce fait se présente chez tous les Téléostéens et même c'est chez les Poissons nageurs que, en raison d'une plus grande solidarité, fréquente, de l'appareil operculaire et de la face, la précocité des mouvements de la mandibule par rapport à celui du volet est le moins accentuée. — « Dagegen verlaufen die Atembewegungen des Kiemendeckels und des Branchiostegalapparates ziemlich gleichzeitig »; ceci n'a rien de caractéristique pour l'un ou l'autre type de mouvements respiratoires.

f) Enfin (p. 225) Baglioni fait remarquer une circonstance plus importante, réellement caractéristique: « Eine notwendige Folge der kaum je unterbrochenen Schwimmbewegunggen... ist ebendie, dass beim Oeffnungszustande des Maules immer neue Wassermengen vom Maul zu den Kiemen zuströmen. » — Mais l'auteur n'a vérifié ni la réalité, ni les aspects possibles de cette caractéristique. J'avoue qu'il m'a fallu une longue observation de poissons d'aquarium pour me convaincre nettement de l'objectivité du fait et en constater les détails du mécanisme.

g) Baglioni a noté ce mode respiratoire, ainsi plutôt pressenti que rigoureusement défini, chez *Serranus*, *Chrysoprys*, *Corvina* et des *Labridae*. Nous verrons plus loin que les Labres n'appartiennent guère à la catégorie des poissons nectoniques; d'autre part, le type respiratoire qu'a institué l'auteur italien est beaucoup mieux réalisé chez le Saumon, la Perche, le Brochet et les Cyprinides, qu'il n'a pas observés.

J'ai dû m'attarder à la discussion, un peu pénible, des affirmations, souvent diffuses et erronées de l'auteur cité; toute sommaire qu'est cette discussion, elle montre qu'il est préférable de caractériser comme je l'ai fait un premier type de mouvements respiratoires, institué par Baglioni; la définition s'en précisera dans la suite, par comparaison avec d'autres formes.

CHAPITRE IV

Famille des Muraenides.

De la famille des Muraenides, j'ai examiné anatomiquement l'Anguille et le Congre, dont les échantillons de grande taille se prêtent avantageusement à la dissection; mes observations sur le vivant n'ont porté que sur l'Anguille.

La figure ci-après (fig. 7) donne les éléments principaux de l'appareil branchial moteur du Congre ⁽¹⁾. L'operculaire, relativement peu développé, se trouve prolongé en hauteur par le croissant d'un suboperculaire qui, sans être soudé avec lui, suit rigidement ses déplacements en abduction et adduction. D'autre part, le suboperculaire est recouvert partiellement par l'interoperculaire; de sorte que les positions respectives et les liaisons conjonctives des trois pièces operculaires font du battant une plaque unique, solidaire d'ailleurs aussi des pièces osseuses servant à la suspension de la mandibule et de paroi latérale à la cavité buccopharyngienne.

L'appareil branchiostégal est, chez les Muraenides, développé de façon caractéristique: chez le Congre, neuf rayons courbes soutiennent la partie antérieure d'une grande membrane branchiostège, dont la région postérieure correspond à une zone marginale très large, soudée en grande partie au corps. — Chez l'Anguille, cet appareil prend un développement relatif plus grand encore; le premier rayon, large, encercle tout le bord postérieur de l'appareil operculaire, auquel il s'annexe fonctionnelle-

⁽¹⁾ Voir aussi BORCEA, Mémoire cité, fig. 1 et 2, et GOODRICH, Cyclostomes and fishes (in *Lankester, A treatise on zoology*, 1909, fig. 402, p. 407).

ment; les huit autres rayons, très longs et très fins, courent en lignes concentriques autour du premier (fig. 8).

Les muscles moteurs de ces pièces présentent divers aspects caractéristiques. Le *m. levator arcus palatini* s'insère dorsalement en dessous de la région antérieure du préfrontal et s'étale en un cône vertical, à base élargie, sur le carré et l'hyomandibulaire. — Le *m. dilatator operculi*, plat, triangulaire, part de la partie postérieure du préfrontal et de

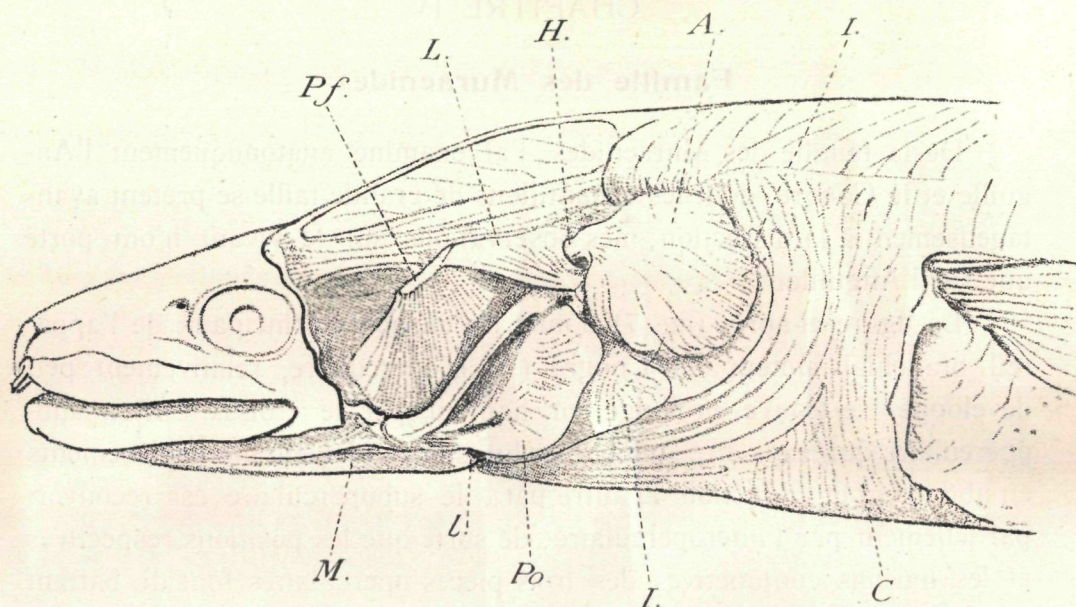


FIG. 7. — *Conger vulgaris*. Appareil respiratoire, du côté gauche.

- | | |
|--|---|
| A., muscle abducteur de l'operculaire; | L., m. levator operculi; |
| C., muscle constrictor de la membrane branchiostège; | l., ligament allant au cératohyal; |
| H., apophyse postérieure de l'hyomandibulaire; | Pf., préfrontal et m. levator arcus palatini; |
| I., interoperculaire; | Po., préoperculaire; |
| | 1., premier rayon branchiostège. |

la saillie du ptérotique, pour s'effiler en un tendon s'attachant sur la tête de l'operculaire. — Un muscle arrondi couvre d'une grosse masse saillante toute (Congre) ou à peu près toute (Anguille) la face externe de l'operculaire; ses fibres convergent vers un gros tendon court qui s'insère sur l'extrémité de l'apophyse postérieure de l'hyomandibulaire. Borcea lui donne le nom de m. élévateur de l'opercule. Je ne sais si on

peut le considérer comme l'homologue du *m. levator operculi*, beaucoup moins important, des formes ordinaires. En tous cas, il joue un tout autre rôle: tandis que le *m. levator operculi*, aussi inséré sur l'apophyse postérieure de l'hyomandibulaire, tire sur une crête interne de l'operculaire et est ainsi un muscle adducteur, à rôle expiratoire, celui-ci est un fort abducteur, aidant à l'inspiration. — D'ailleurs, une autre masse musculaire, moins importante, se trouve du côté interne de l'operculaire: elle

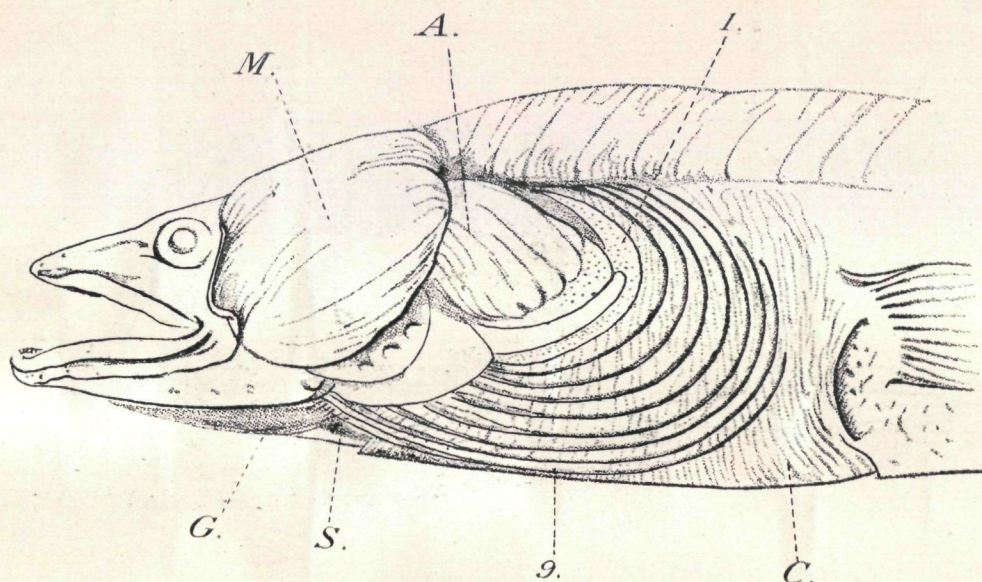


FIG. 8. — *Anguilla vulgaris*. Appareil respiratoire, du côté gauche, en position d'inspiration complète.

- | | |
|--|---|
| A., muscle abducteur de l'operculaire; | M., m. adductor mandibulae; |
| C., m. constrictor de la membrane branchiostège; | S., urohyal; |
| G., m. geniohyoideus; | I., 9., premier et dernier rayon branchiostège. |

part de la même apophyse pour s'étaler en éventail sur la moitié proximale de l'operculaire, et répond, par sa position et sa fonction, au *m. levator operculi*.

On ne signale pas les m. extenseurs proximaux des rayons branchiostèges. Chez le Congre, je n'ai vu, à l'origine ventrale des rayons, que des amas de tissu graisseux brunâtre; mais chez l'Anguille, il y a des muscles extenseurs proximaux, de faible développement, aux huitième,

septième et peut-être sixième rayons branchiostèges. Sur le neuvième, le plus ventral, s'insèrent des fibres du *m. geniohyoideus*.

Caractéristique pour les Muraenides est un muscle expirateur branchial: un grand muscle annulaire, touchant en avant le *m. adductor mandibulae* et s'étendant en arrière à peu près jusqu'à la fente branchiale; il forme aux cavités branchiales une sorte de manchon en V, qui s'insère,

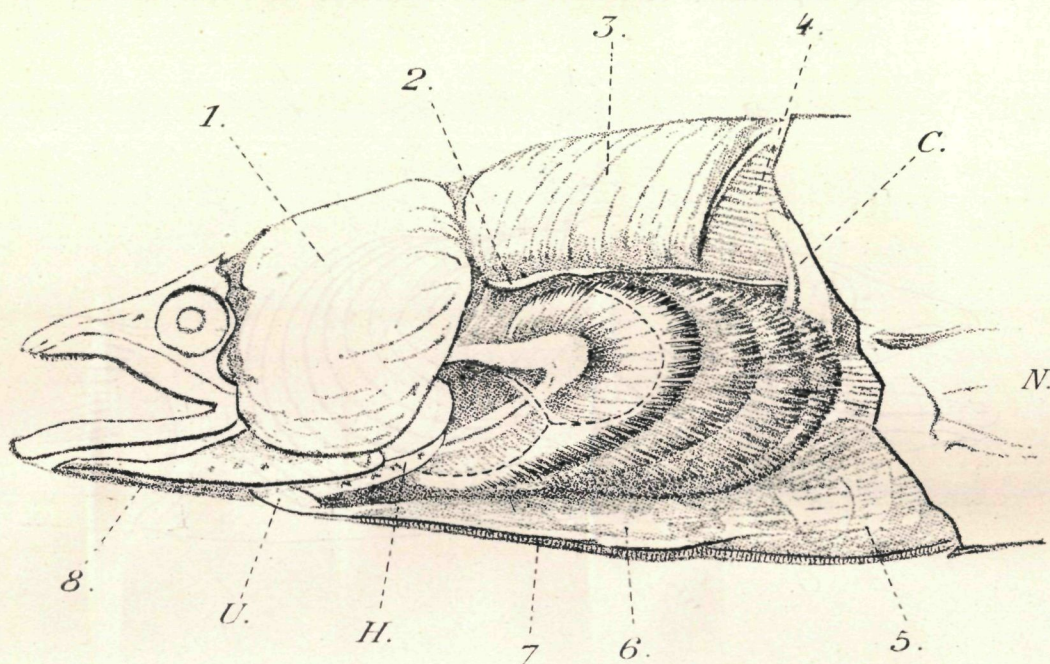


FIG. 9. — *Anguilla vulgaris*. Appareil respiratoire, après enlèvement du volet operculaire et de la membrane branchiostège; en pointillé, limites de l'interoperculaire et du 1^{er} rayon branchiostège.

- | | |
|--|---|
| C., clavicule; | 3., m. superficiel dorsal; |
| H., hyoïde; | 4., m. dorsal plus profond; |
| N., nageoire pectorale; | 5., musculature abdominale; |
| U., urohyal; | 6., m. sternohyoïdien; |
| 1., m. adductor mandibulae; | 7., section médiane ventrale du m. constrictor; |
| 2., m. constrictor de la cavité branchiale, son insertion dorsale; | 8., m. geniohyoideus; |

tout en avant, à mi-hauteur, sur la face interne de l'operculaire et par ailleurs se prolonge plus dorsalement, pour se réfléchir dans le sillon musculaire latéral (fig. 9 et fig. XVII et XVIII de Holmqvist). Contrairement à

Borcea, qui le considérait comme un *m. hyohyoideus*, Holmqvist ⁽¹⁾ voit dans ce muscle, qui n'a aucune attache avec l'hyoïde et qui passe sous les rayons branchiostèges en une nappe continue, sans contracter de liaison avec ces rayons, une nouvelle spécialisation, dérivée de la musculature du tronc; pour le même auteur, il n'y a plus guère de trace de la couche superficielle constrictive primitive: le *m. hyohyoideus inferior* est disparu complètement, et le *m. hyohyoideus superior* se trouve réduit à des faisceaux insignifiants, logés dans la fine membrane branchiostège, entre les rayons.

Les observateurs, tels Borcea et Baglioni, ont été frappés par le développement de la membrane branchiostège et la flexibilité de ses rayons, qui paraissent ne devoir lui prêter aucune rigidité et ne pas servir à son expansion inspiratoire; ils ont remarqué aussi l'absence apparente de muscles extenseurs des rayons. Borcea (p. 206) déclare donc que, chez le Congre, « l'eau pénètre dans la cavité branchiale par une sorte de déglutition ».

Baglioni affirme qu'il n'y a, chez les Muraenides, aucun appareil operculaire rigide (kein starrer Opercularapparat ist vorhanden, p. 196); de plus, les cavités branchiales seraient distinctes fonctionnellement de la cavité buccale, avec laquelle elles ne communiqueraient de chaque côté que par cinq petites ouvertures (p. 197). Ces affirmations sont étranges: l'appareil operculaire squelettique existe, comme on l'a vu plus haut, il est vrai avec une importance relative qu'efface un peu le développement de la membrane branchiostège; et les fentes branchiales internes constituent des communications du même ordre que chez la plupart des Téléostéens. La première fente est très étendue (fig. 9) et comporte une portion très grande, correspondant à la partie dorsale du premier arc; les autres sont, il est vrai, notablement plus réduites, en ce sens qu'elles ne correspondent guère qu'aux parties ventrales des autres arcs.

Semblables données demandent une nouvelle mise au point expérimentale.

⁽¹⁾ O. HOLMQVIST, Studien in der von den N.N. trigeminus und facialis innervirter Musculatur der Knochenfische (*Acta Universitatis lundinensis*, VII, 1911, p. 65).

Un exemplaire d'Anguille que j'observe dans un grand cristalliseur, où il séjourne depuis des semaines, reste souvent, peut-être sous l'influence de ma présence, pendant une demi-minute sans effectuer de mouvements respiratoires. La reprise de ceux-ci débute par une manœuvre inspiratoire, qui a de la sorte l'avantage de se présenter isolée, pure de toute influence d'une expiration antérieure. Et je vois alors l'abduction, assez considérable, de la face et des volets, lesquels se meuvent comme d'une pièce, à peu près en même temps que s'abaisse l'hyoïde, gagner la région soutenue par les rayons branchiostèges; la dilatation latérale et verticale de la région branchiostégale se propage progressivement, rapidement vers le bas, moins vite d'avant en arrière, au cours de la longue phase inspiratoire. Il y a donc transmission possible, par les rayons branchiostèges, de l'abduction de l'opercule, laquelle efface les plis longitudinaux de la peau ventrale, ainsi que de l'abaissement de l'hyoïde.

D'ailleurs, une disposition anatomique assez particulière peut, en l'absence de toute intervention de muscles extenseurs, produire ce phénomène, chez le cadavre. Si, chez une Anguille morte, au stade de résolution musculaire, on opère une traction, dans le sens caudal, de l'urohyal, on constate que le déplacement vers l'arrière de la base des rayons branchiostèges détermine, en raison du fait que leurs régions distales sont fixées par une membrane fibreuse commune, un accroissement de la convexité de ces rayons; d'où une augmentation du diamètre transversal et de la hauteur des cavités branchiales, analogue à celle que produirait la contraction de muscles extenseurs proximaux des rayons branchiostèges. La fixation en question de ces rayons est le fait d'une solide membrane conjonctive, épaisse, chez un grand Congre, comme du parchemin, à fibres longitudinales, qui part de la concavité de la mandibule, forme une gaine autour de chaque m. géniohyoïde et s'étale ensuite sur toute la région branchiale en s'attachant à la face externe des rayons branchiostèges ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ On remarque, d'autre part, que le recul de l'hyoïde, qu'on obtient ainsi artificiellement, entraîne toutes les autres manœuvres de l'inspiration: abduction de l'appareil suspenseur de la mandibule avec élargissement des deux branches de celle-ci et, ce qui est plus intéressant ici, abduction de l'appareil operculaire en même temps que celle des rayons branchiostèges, dans la mesure où ils sont solidaires du bord ventral du suboperculaire. — C'est que, à l'occasion du dépla-

J'ajouterai que la manœuvre s'accompagne tout naturellement de l'affaissement de la zone marginale de la membrane branchiostège, sous l'influence de la chute de pression dans la chambre branchiale.

Quand, en eau peu aérée, la phase inspiratoire devient très longue, elle comporte un accroissement secondaire, en diphasisme, de l'ensemble des manœuvres de dilatation des cavités respiratoires; et l'observateur a l'impression très nette que la seconde phase est solidaire d'une traction dans le sens caudal de l'appareil hyoïdien et est commandée par les muscles sternohyoïdiens.

Dans la phase d'expiration, après l'adduction de l'appareil suspenseur de la mandibule et la traction vers l'avant de l'hyoïde, viennent, avec un retard appréciable, les mouvements corrélatifs de la membrane branchiostège, et c'est, comme il fallait s'y attendre par l'examen de la structure anatomique, la partie postérieure, la région marginale, qui reste gonflée en dernier lieu: la phase expiratoire se prolongeant là plus ou moins longuement, selon l'amplitude de l'inspiration précédente.

Et il peut se faire, quand le rythme respiratoire devient assez rapide, que ce retard soit suffisant pour que l'ouverture de la bouche, début de la phase inspiratoire suivante, se produise beaucoup avant la fin de l'expulsion de l'eau inspirée lors du mouvement respiratoire précédent; on obtient alors, en raison de la longue durée d'une période complète, un

cement de l'urohyal dans le sens caudal, la pointe du V formé par les deux hyoïdes recule plus que les extrémités supérieures, maintenues par leurs articulations avec les suspenseurs, et tend en conséquence à occuper un niveau plus bas; mais cet abaissement est contrarié par la résistance de la gaine fibreuse dont il est question ci-dessus; et de cette réaction résultent une ouverture de l'angle du V et une poussée latérale qui détermine l'abduction des systèmes suspenseurs, déplacements analogues à ceux des manœuvres de l'inspiration. — Ces résultats ne s'obtiennent nettement que si la couche fibreuse est intacte: il est donc préférable d'exécuter l'expérience en manœuvrant l'hyoïde par le basihyal plutôt que par l'urohyal.

Si l'on considère que le retrait de l'hyoïde peut encore abaisser la mandibule, on voit le rôle prépondérant que peut jouer, dans l'inspiration, la contraction des muscles sterno-hyoïdiens et de la musculature abdominale qui y fait suite.

La manœuvre inverse, la traction dans le sens rostral du basihyal, reproduit les phénomènes de l'expiration normale, y compris le gonflement de la zone marginale de la membrane branchiostège, sous la poussée de l'eau à expulser.

chevauchement des phases alternatives et un « péristaltisme » très apparent de la manœuvre respiratoire, que S. Baglioni a remarqué et inscrit par un graphique ⁽¹⁾.

Il ne s'ensuit pas que les manœuvres respiratoires soient, chez l'Anguille, essentiellement différentes du type ordinaire; mais le volume des cavités respiratoires, l'étroitesse des orifices d'expiration, la flexibilité de la membrane branchiostège et le développement de sa région marginale créent chez ce poisson un mode particulier d'écoulement du liquide. A bien le considérer, il se caractérise surtout par le fait que la portion de paroi mobile, suivant avec retard les mouvements alternatifs du piston principal, atténuant élastiquement les variations de vitesse de celui-ci et régularisant dans une certaine mesure la progression de l'eau, n'est pas le battant operculaire à charnière verticale, comme chez les types précédents, mais une ampoule élastique et contractile, la région ventrale des cavités branchiales.

On peut utiliser ces différences pour attribuer aux Muraenides, avec Baglioni, un type particulier des mouvements respiratoires; alors il faut le caractériser anatomiquement et physiologiquement comme je l'ai fait dans les lignes ci-dessus, et non point, comme le dit très inexactement l'auteur italien (pp. 213-214), par l'absence à peu près complète de l'appareil branchiostégal, la réduction des fentes branchiales qui isoleraient les cavités branchiales de la cavité buccale et qui fonctionneraient comme valvules pour produire une progression péristaltique de l'eau respiratoire...

*
**

Mais nous rencontrons pour la première fois, avec l'Anguille, un poisson qui s'enfouit dans le sol meuble; observons comment se modifient alors ses mouvements respiratoires.

Une Anguille adulte, dans un aquarium, aime à s'enfouir dans le sable, en gardant la tête découverte. On peut alors la couvrir entièrement de sable, y compris les yeux et la bouche. Et, pendant une bonne minute, les mouvements respiratoires s'arrêtent complètement, même chez un

⁽¹⁾ S. BAGLIONI, *Mémoire cité*, Taf. VIII.

sujet qui, auparavant, présentait une respiration dyspnéique en raison de la faible oxygénation de l'eau ambiante. Puis la fente buccale s'entr'ouvre et, pendant cinq autres minutes, le poisson se contente d'aspirer le peu d'eau qui peut filtrer entre les grains de sable bloquant sa mince fente buccale.

Puis il cherche une position plus confortable en dégageant son museau. Il exécute alors d'amples mouvements respiratoires, gênés par la pression du sable sur la région branchiale et par l'obstruction des conduits de sorte; cette gêne allonge fortement la phase expiratoire de ces mouvements amples, au rythme ordinaire de 50 par minute. Et quand les jets expiratoires ou les mouvements de la tête ont dégagé des passages pour l'eau expirée, des cratères dans le sable superficiel, le rythme peut descendre à 30 par minute, par exemple.

Mais la vraie position stable, que l'animal peut conserver indéfiniment, comporte le dégagement à peu près complet de la tête; et le rythme respiratoire, alors, devient surtout fonction de l'aération de l'eau ambiante.

CHAPITRE V

Groupe des Gastérostéiformes.

I. — *Gasterosteus*.

Nous avons décrit antérieurement ⁽¹⁾, chez l'Épinoche, les mouvements respectifs de la face et du battant operculaire; le mécanisme de l'abaissement de la mâchoire inférieure, conditionné par l'abduction de l'interoperculaire et la rétraction de l'hyoïde. Il reste à dire quelques mots sur le jeu de la membrane branchiostège.

A l'inspiration, l'abduction du cératohyal, sur lequel s'implantent les trois rayons branchiostèges, et du volet operculaire, auquel est relié le rayon supérieur, tend à éloigner ces rayons branchiostèges de la ligne médiale; mais ce déplacement est contrarié par la chute de pression dans la chambre branchiale, qui ramène brusquement dans la direction médiale

⁽¹⁾ *Mémoire cité*, p. 25.

la région postérieure et ventrale de la membrane branchiostège, entraînant la partie distale de R^3 et, un peu moins, celle de R^2 : il n'y a donc que R^1 qui s'abduque, et il en résulte l'étalement, dans la direction latérale, de la membrane branchiostège. — Dans la direction médiale s'observe une faible extension de la base de R^3 : c'est le fait de la contraction d'un muscle extenseur particulier, inséré sur un élargissement

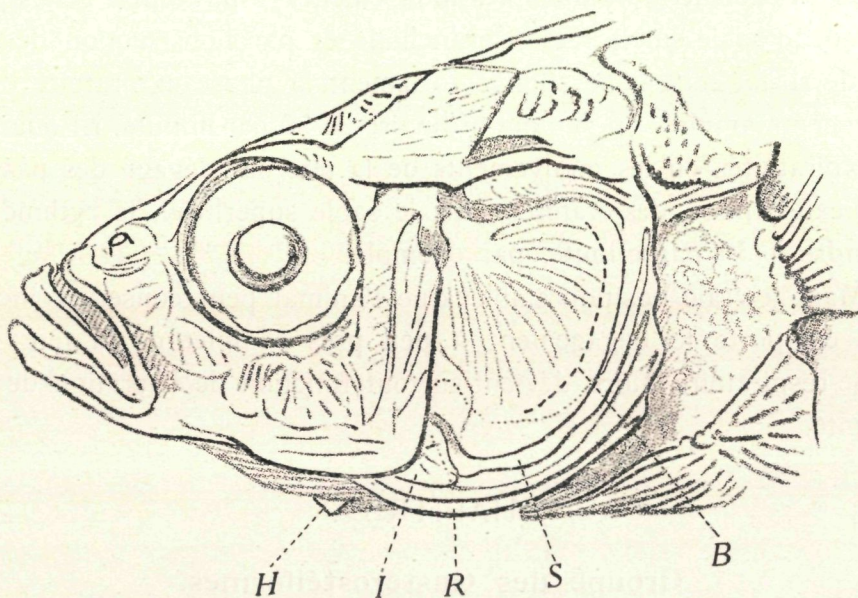


FIG. 10. — *Gasterosteus aculeatus*. Tête, de profil.

B., limite caudale des lamelles branchiales; R., rayon branchiostège ventral;
H., hyoïde; S., suboperculaire.
I., interoperculaire;

plat du bord médial du rayon (1). — La composante verticale de l'extension des rayons branchiostèges est très faible.

A l'expiration, l'eau s'échappe à peu près par toute la hauteur de la

(1) Cette contraction du petit muscle extenseur et l'abaissement de la pointe du V hyoïdien déterminent une déformation passive du m. géniohyoïde, dont le bord médial, au niveau de l'hyoïde, est courbé en S. J'ai porté mon attention sur ce détail, parce qu'il démontre la non-intervention du m. geniohyoïdeus dans l'abaissement de la mandibule au début de la phase inspiratoire. D'autre part, il ne paraît pas se contracter sérieusement à l'expiration normale, pour ramener l'hyoïde en avant: il ne semble donc entrer en jeu que dans les expirations exagérées et dans la déglutition.

fente branchiale; restent appliquées à la peau, en respiration modérée, à rythme de 110 par minute, une petite portion du bord médial ventral de la membrane marginale et, dorsalement, la zone qui dépasse la pointe du suboperculaire.

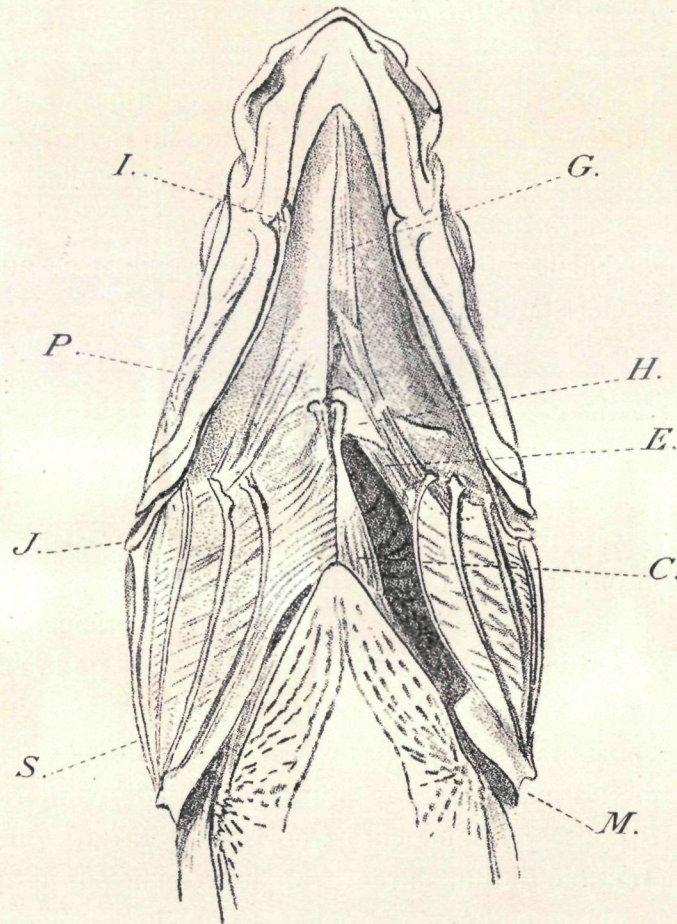


FIG. 11. — *Gasterosteus aculeatus*. Vue ventrale de la tête: du côté gauche, la peau a été enlevée et la membrane branchiostège découpée, entre la ligne médiane et le rayon ventral.

C., m. sternohyoïdien; de l'autre côté de la ligne médiane, m. hyohyoïdeus inferior;
E., m. extenseur du rayon branchiostège
G., m. geniohyoïdeus;
H., hyoïde;

I.J., interoperculaire;
M., valvule marginale de la membrane branchiostège;
P., préoperculaire;
S., suboperculaire.

Les Epinoches sont des poissons ne cessant guère de nager, soit près de la surface, soit près du fond des eaux tranquilles. Et elles ont de

commun avec d'autres formes de mœurs analogues, tels les Cyprinides, des fentes operculaires assez grandes, des chambres branchiales relativement peu spacieuses, un *m. hyohyoideus superior* de disposition régulière et peu spécialisée, et, comme les Carpes et contrairement aux Salmonides, un *m. hyohyoideus inferior* en nappe large et mince. Indépendamment de ces ressemblances avec les Cyprinides, nous leur voyons des rayons branchiostèges (aussi au nombre de 3) en formes de tiges délicates, non en larges lames, et un *m. extenseur*, propre au rayon ventral (R^3).

Dans le groupe des Gastérostéiformes, j'ai pu étudier, d'autre part, des formes de fond à queue prenante, plus ou moins sessiles, les Lophobranches, où la partie motrice de l'appareil branchial prend des allures différentes, caractéristiques aussi.

II. — *Syngnathus*.

L'anatomie des Lophobranches, et notamment des Syngnathes que j'ai particulièrement considérés, a été bien mise au point par la monographie de M. Rauther, à laquelle il faut se rapporter ⁽¹⁾.

Le trait le plus frappant de la tête de *Syngnathus* est l'allongement de la face (système suspenseur de la mandibule et préoperculaire, pièces de la région préorbitaire), qui transforme les parois de la cavité buccale en un tube terminé par une bouche relativement étroite. Cette conformation est en rapport avec la capture de proies petites, telles des *Mysis*. J'ai vu le Syngnathe les happer au repos sur le fond de l'aquarium; et c'est chose curieuse d'observer comment ce poisson, ayant aperçu un crustacé posé sur le sol à côté de lui, se renverse doucement sur le dos et dirige ainsi vers la proie convoitée sa bouche béante dorsalement. L'objet est aspiré par une manœuvre brusque et violente d'inspiration, où les opercules sont écartés au maximum et l'appareil hyoïdien tiré fortement en arrière ⁽²⁾.

⁽¹⁾ M. RAUTHER, Die Syngnathidae des Golfes von Neapel (*Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 36, 1925).

⁽²⁾ La proie projetée ainsi dans la cavité pharyngienne doit progresser dans le pharynx par des contractions péristaltiques des parois, car il n'existe pas de dents hypo- ou épipharyngiennes. Les *Mysis*, par exemple, arrivent intactes dans l'estomac, et s'y retrouvent encore vivantes, si le poisson est rapidement sacrifié.

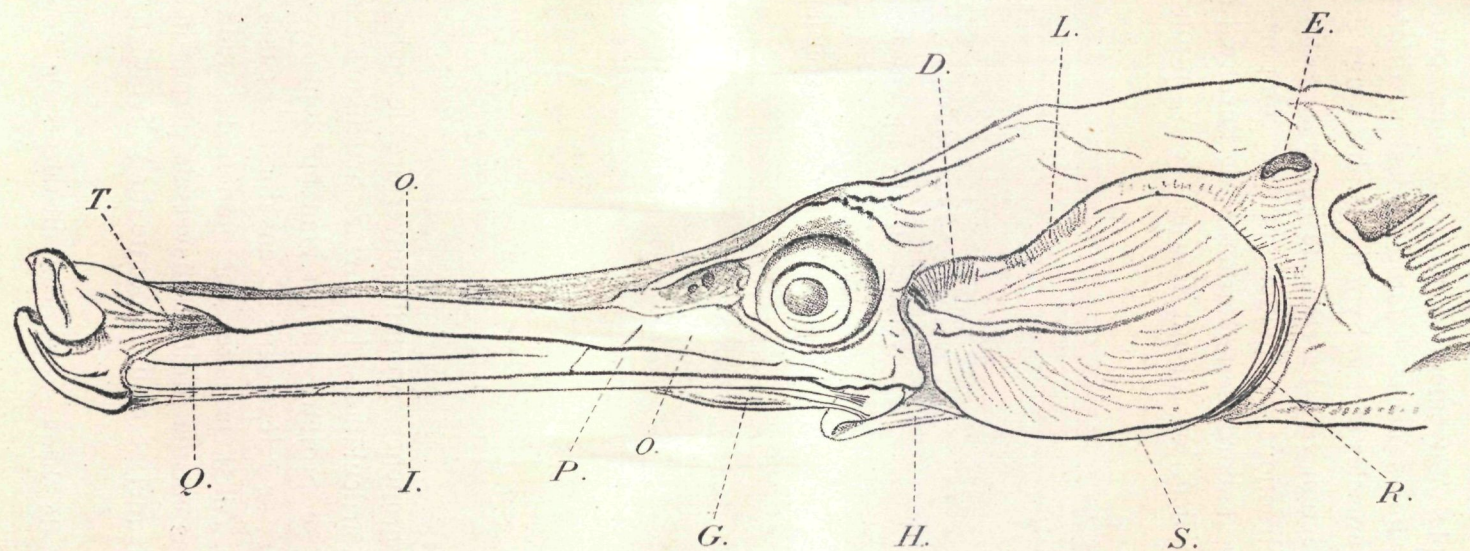


FIG. 12. — *Syngnathus acus*. Tête de profil, après enlèvement de la peau sur sa portion ventrale.

D., m. dilatatores operculi;
E., orifice expiratoire;
G., m. geniohyoideus;
H., hyoïde et urohyal;
I., interoperculaire;
L., m. levator operculi;

O., praeorbitalia;
P., préoperculaire;
Q., carré;
R., les deux rayons branchiostèges;
S., suboperculaire;
T., tendons du m. adductor mandibulae.

Les facteurs de cet ample mouvement respiratoire sont, pour une part évidemment, les *m. levatores arcus palatini* et les *m. dilatatores operculi* ⁽¹⁾, mais surtout les muscles sterno-hyoïdiens, plus longs et plus puissants ⁽²⁾. En fait, une traction vers l'arrière de l'urohyal suffit pour déterminer l'ensemble des rétractions et abductions que comporte une manœuvre inspiratoire. Tout d'abord, cette rétraction de l'urohyal et de la pointe ventrale du V hyoïdien, en faisant tourner ce V autour des

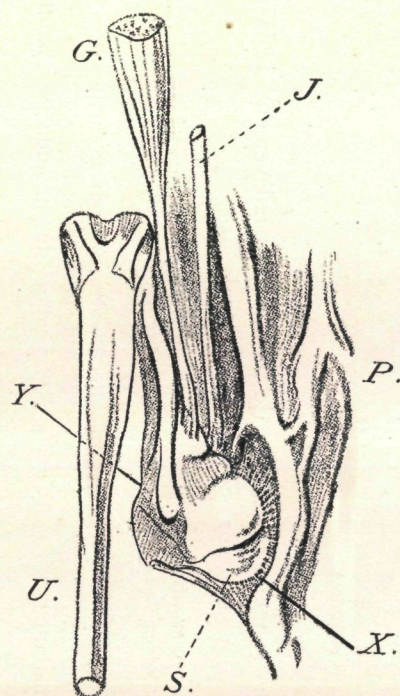


FIG. 13. — *Syngnathus acus*.

Vue ventrale de l'hyoïde gauche.

- G., m. geniohyoideus gauche;
 J., ligament attachant l'interoperculaire à l'hyoïde;
 P., préoperculaire;
 S., stylohyal;
 V., urohyal;
 xy., axe de rotation de l'hyoïde.

articulations dorsales de ses branches, produit l'ouverture de celles-ci en raison même de la forme des articulations. La surface articulaire est telle que l'axe de rotation, qui se projette sur un plan horizontal, comme l'indique la figure 13 en XY, se relève dans le sens dorsal et passe assez haut au-dessus de l'urohyal. Ainsi, les axes de rotation des deux tiges hyoïdiennes ne coïncident pas en une droite transversale perpendiculaire au plan de symétrie, dans lequel se meut la pointe du V hyoïdien; il en

⁽¹⁾ M. RAUTHER a décrit de chaque côté deux dilatateurs de l'opercule (p. 153).

⁽²⁾ Voir RAUTHER, loc. cit., Taf. 16, fig. 185.

résulte que le mouvement de chaque tige hyoïdienne dans la direction caudale s'accompagne d'une poussée latérale sur l'articulation avec le préoperculaire; l'abduction de tout le système suspenseur de la mandibule (et de l'opercule qui en est solidaire) se trouve ainsi commandée par la contraction des muscles sternohyoïdiens. — D'autre part, la rétraction de l'hyoïde entraîne, par l'intermédiaire des fibres longitudinales du plancher buccal et surtout celle du tractus constitué par l'interoperculaire et ses ligaments, l'abaissement de la mandibule; et ici encore, une disposition analogue de l'articulation de la mâchoire avec le carré détermine l'abduction de ce carré, renforçant en avant l'influence que nous venons de constater en arrière.

On a là un aspect particulier des connexions multiples qui existent entre les pièces de l'appareil branchial, dont Holmqvist a signalé certains détails, et qui assurent le synchronisme des éléments d'une même manœuvre respiratoire ⁽¹⁾.

Mais venons-en aux mouvements respiratoires proprement dits.

Dans les circonstances ordinaires, le Poisson restant posé sur le fond d'un aquarium bien aéré, le rythme respiratoire m'a paru varier de 32 à 70 mouvements par minute; mais, comme toujours, des mouvements de durée plus courte et d'amplitude plus petite peuvent s'intercaler, par un ou par deux, entre d'autres plus longs et plus amples, chez un sujet qui suit des yeux les déplacements de l'observateur. Pendant la natation, les mouvements respiratoires deviennent moins amples et plus rapides.

La mâchoire inférieure joue verticalement d'une excursion ample, fermant la fente buccale, ou à très peu près, l'occlusion étant dans ce dernier cas complétée par le reflux de la valvule buccale. Dans beaucoup de cas, l'abaissement de la mandibule est nettement diphasique.

A l'inspiration, le système constituant la paroi latérale de la cavité buccale subit une abduction en pivotant autour de son articulation, longue et horizontale, avec le crâne, manœuvre qui, comme à l'ordinaire, élargit la cavité buccale. — En même temps, le plancher buccal mem-

⁽¹⁾ J'ai constaté le même jeu de ces liaisons, non seulement chez *Syngnathus*, mais chez *Gadus*, *Gasterosteus*, *Cottus*; elles existent vraisemblablement chez la généralité des Téléostéens.

braneux, étalé transversalement par la manœuvre précédente, se trouve quelque peu abaissé, du moins dans sa portion postérieure, par le déplacement dans le sens ventral du plan des muscles géniohyoïdiens, qui résulte de l'abaissement du V hyoïdien auquel s'attachent les tendons postérieurs de ces muscles.

D'autre part, on voit l'opercule suivre tout d'abord le mouvement général d'abduction de la face et, sur une vue ventrale, son bord ventral rester dans l'alignement du préoperculaire, du carré et de la demi-mandibule, mouvement qui amène le bord postérieur de l'operculaire au niveau de la saillie du scutum laterale medium II. — Puis le dit operculaire continue son déplacement d'abduction par un mouvement assez compliqué, autour de son articulation avec l'hyomandibulaire ; pendant que son bord ventral et la moitié ventrale de son bord postérieur se trouvent écartés de plus en plus du plan médian de la tête, par la contraction de l'*elevator operculi*, la pièce subit un mouvement de torsion autour d'une ligne horizontale passant par l'articulation ; le bord dorsal s'affaisse légèrement, ainsi que la partie dorsale du bord postérieur, conséquence de la dépression inspiratoire née dans la cavité branchiale, qui creuse en même temps la membrane unissant l'operculaire au ptérotique et au post-temporal.

Cette abduction du battant operculaire prolonge donc la manœuvre inspiratoire, dont la première période est marquée par l'abduction du système des parois latérales de la cavité buccale. La seconde période en question est d'ailleurs indépendante du diphasisme qui se marque dans les inspirations un peu amples, et qui est le fait des muscles rétracteurs de l'hyoïde.

La membrane branchiostège, comme on pouvait s'y attendre par sa description anatomique, joue à peu près comme la peau d'un soufflet. A l'inspiration, tout en s'étalant par l'abduction du volet, elle se creuse en rigole sur tout le pourtour de ce volet, et principalement dans la région située en avant et au niveau de l'orifice expirateur, où elle est la plus large. A l'expiration, la pression interne, et probablement aussi la contraction de ses fibres musculaires, la ramènent à une forme à peu près plane.

La phase expiratoire est, comme d'ordinaire, beaucoup plus courte

que la phase d'inspiration, et d'autant plus que celle-ci s'allonge dans les manœuvres plus amples. Comme dans cette phase d'inspiration, le volet reste notablement en arrière sur l'adduction des parois latérales de la cavité buccale.

L'appareil respiratoire des Syngnathes, comparé à celui de *Gasterosteus*, qui, à ce point de vue, constitue une forme moins spécialisée, présente des caractères manifestement plus évolués :

1° La transformation de l'interoperculaire en une mince lame osseuse, terminée par des ligaments, qui transmet à la mandibule le déplacement inspiratoire de l'hyoïde (plutôt que celui de l'opercule) ;

2° La réduction du suboperculaire à une lame étroite, en croissant, et la prépondérance de l'operculaire dans la constitution du volet osseux ;

3° La réduction de la fente expiratoire à un orifice dorsal de faible débit, par la soudure de la membrane marginale à la peau de la région claviculaire ;

4° Cette membrane large joue comme la peau d'un soufflet, en raison de la réduction importante du *m. hyohyoideus* et de la régression des rayons branchiostèges, réduits à deux tiges très fines ;

5° La capacité considérable de la chambre branchiale sous-jacente (fig. 15).

Il apparaîtra par l'étude d'autres séries dans quelle mesure ces spécialisations sont en rapport avec les allures moins mobiles, plus sessiles, des Lophobranches. Il faut, d'autre part, remarquer que les diverses spécialisations repérées chez *Syngnathus*, pris comme exemple parce que forme facile à étudier, se retrouvent plus ou moins marquées chez d'autres Gastérostéiformes.

Spinachia communis FLEM.

L'appareil operculaire de *Spinachia* (1) ressemble à celui de *Gasterosteus* pour la forme et les relations postérieures de l'interoperculaire ;

(1) Voir, en même temps que la figure ci-contre, une figure du crâne dans *Cyclostomes and Fisches*, de GOODRICH (*Treatise on Zoology*, de Lankester, p. 410).

pour le développement du suboperculaire, dont le bord ventral tranchant surplombe la membrane branchiostège. L'appareil hyoïdien joue modérément, comme chez l'Épinoche, et un glossohyal assez long accentue les balancements du plancher buccal; en arrière, trois rayons branchiostèges, aussi développés que chez l'Épinoche, jouent comme chez cette dernière forme.

Mais une différence importante, qui annonce une spécialisation des Lophobranches, se marque dans la membrane branchiostège. Le bord postérieur de celle-ci est libre; mais sa marge ne se sépare du pédoncule de la nageoire pectorale que lors des manœuvres respiratoires quelque peu

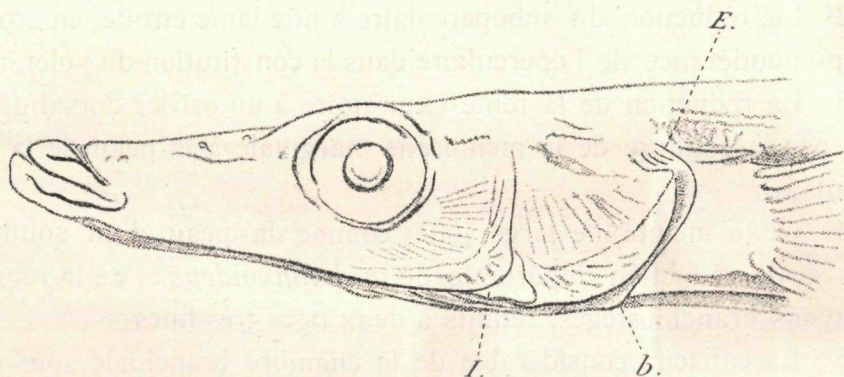


FIG. 14. — *Spinachia communis*. Tête, de profil.

b., bord médian de la membrane branchiostège;

E., orifice expiratoire ordinaire;
I., interoperculaire.

amples; l'orifice expiratoire, fonctionnant dans les mouvements modérés, est reporté tout dorsalement; et la membrane marginale s'élargit là en une valvule en forme de croissant.

D'autre part, des Lophobranches vont plus loin que *Syngnathus* dans la régression du squelette de la membrane branchiostège.

Hippocampus ne possède plus que deux rayons branchiostèges.

Nerophis ⁽¹⁾ et *Entelurus* n'en ont qu'un, cylindrique, extrêmement fin et délicat, qui chez *Entelurus* court parallèlement au suboperculaire jusqu'à l'extrémité de celui-ci. Les fibres musculaires de la membrane,

(1) RAUTHER, *Op. cit.*, p. 68; fig. de la chambre branchiale, Taf. 18, fig. 203.

représentant un *m. hyohyoideus* simplifié, vont de la région ventrale à l'operculaire, et leur contraction, à l'expiration, soulève le suboperculaire, le fait glisser quelque peu dans la direction dorsale sous l'operculaire et plisse la membrane branchiostège en bourrelets plus ou moins parallèles.

La série *Gasterosteus*—*Spinachia*—*Lophobranchies* est intéressante, en ce sens que, débutant par une forme constamment nageuse, aux ma-

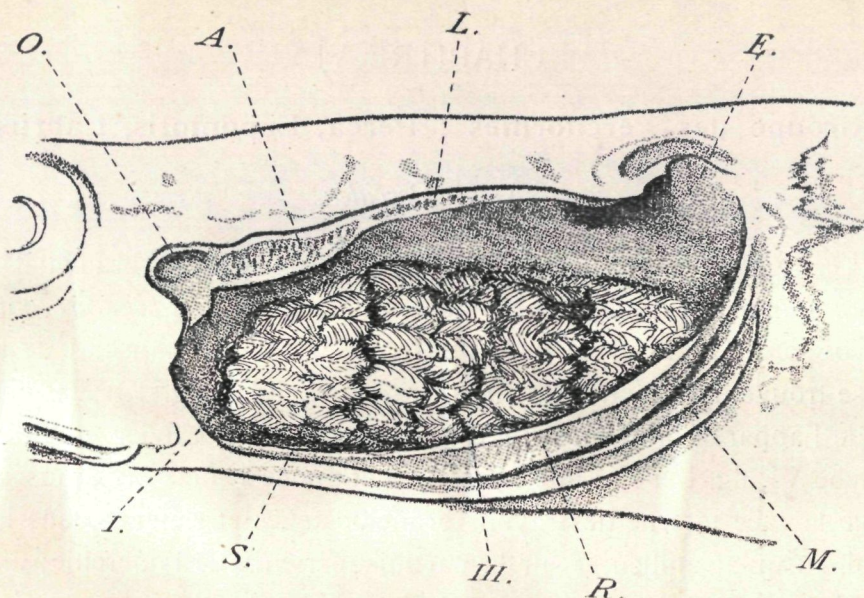


FIG. 15. — *Entelurus aequoreus*. Cavité branchiale gauche, après enlèvement de l'operculaire et de la paroi latérale du conduit expiratoire.

- | | |
|--|---|
| A., m. adductor operculi; | R., recouvrement du suboperculaire par le |
| E., orifice expiratoire; | bord ventral de l'operculaire; |
| L., m. levator operculi; | S., bord dorsal saillant du suboperculaire; |
| M., plis de la membrane branchiostège; | I., III., fentes branchiales. |
| O., articulation de l'operculaire; | |

nœuvres respiratoires du premier type, elle aboutit à des formes sessiles, où la respiration se fait sur le mode que nous avons constaté chez l'Anguille. Chez cette dernière forme et chez les *Lophobranchies*, chaque chambre branchiale devient une poche relativement spacieuse, qui expulse lentement son contenu par un orifice rétréci. Mais cette ressemblance du jeu respiratoire n'entraîne pas identité de structure. Chez les

Lophobranches, le mode de préhension de proies petites par une manœuvre inspiratrice violente exige un appareil operculaire plutôt exagéré en surface et la portion flexible de la paroi, qui joue le rôle de la peau d'un soufflet, n'est pas, comme chez l'Anguille, une membrane branchiostège ventrale, à nombreux rayons mous, mais la membrane unissant dorsalement le bord de l'operculaire au crâne.

CHAPITRE VI

Groupe des Perciformes : *Perca*, *Eupomotis*, *Labrus*.

A. — *Percidés*.

Les figures classiques du squelette de l'appareil branchial de la Perche s'inspirent généralement de la planche VI de l'*Histoire naturelle des Poissons* de Cuvier ⁽¹⁾. Une figure, de profil, des muscles de l'opercule se trouve dans Vetter (*Mémoire cité*, Taf. XIV, fig. 13); la musculature de l'appareil branchiostège est représentée par Cuvier et Laurillard (planche VI, fig. I et II): une lame plate et mince de faisceaux musculaires double la face interne des rayons branchiostèges et s'étend, dans le sens dorsal, jusqu'au milieu et sur la partie supérieure de l'opercule; un hyoïde inférieur, très étroit, va s'insérer sur l'hyoïde du côté opposé. Il n'y a pas d'extenseurs propres des rayons branchiostèges; mais dans l'inspiration tranquille, des rayons inférieurs s'étendent un peu par suite de l'abaissement du plancher buccal et de l'hyoïde.

J'ai observé particulièrement les mouvements respiratoires d'*Eupomotis gibbosus* Nilsson, la Perche-soleil.

L'abduction des parois latérales des cavités bucco-branchiales comporte une fois encore un jeu, relativement faible, de l'articulation verti-

(1) Sur la figure due à C. VOGT, qu'on trouve dans le *Traité d'Anatomie comparée pratique* (VOGT et YUNG, tome II, 1894, p. 500) et dans C. VOGT et B. HOFER, *Die Süßwasserfische von Mittel-Europa*, 1909 (fig. 14, p. 36, la représentation des rayons branchiostèges est défectueuse, en ce sens qu'elle attribue aux sept rayons une longueur à peu près égale, tandis que celle-ci va en diminuant du premier dorsal dans le sens ventral.

cale du battant operculaire; à l'inspiration, qui peut s'allonger sans devenir diphasique, on voit la pointe arrondie du volet rester appliquée sur la peau de la ceinture scapulaire, pendant que la convexité du contour horizontal augmente, et par la flexion de la région postérieure du battant et par le jeu de celui-ci sur le préoperculaire, déplacement qui se perçoit à la loupe surtout à mi-hauteur du bord postérieur du préoperculaire; il y a donc, là encore, un léger retard du battant sur la région plus antérieure de la paroi; mais il est compréhensible que les observateurs non prévenus ne l'aient pas remarqué; c'est, parmi les formes que j'ai observées, le cas le plus favorable à la compréhension du mécanisme que soutenait P. Bert.

Ventralement, on perçoit que la manœuvre inspiratoire comporte un léger recul de l'hyoïde et de la ceinture scapulaire; il entraîne une extension de la membrane branchiostège vers le bas; celle-ci s'élargit transversalement, dans la mesure où l'abduction du bord du suboperculaire et de l'interoperculaire l'écarte du plan médian.

Lors de l'expiration, l'eau est expulsée par la longue fente qu'ouvre le bord de la membrane branchiostège depuis son extrémité supérieure jusqu'au territoire du petit rayon ventral qui, lui, reste appliqué sur la peau.

B. — *Labridés.*

A côté de ces Percidés, formes constamment nageuses, chez lesquelles s'observe le mode respiratoire que nous dénommons type I, se placent des poissons, les Labridés, qui se tiennent dans les prairies de zostères, dont la nage est lourde, qui sont plutôt des poissons de fond, peu mobiles. De ces Labres, j'ai particulièrement, à Roscoff, considéré *Crenilabrus melops* L.

Un Labrus, posé dans un coin de l'aquarium sur ses nageoires ventrales et sur le bord inférieur de l'anale et de la caudale, respire tranquillement au rythme de 36 par minute. La bouche reste béante, la mâchoire inférieure balançant à peine. Le jeu des pièces mobiles latérales se fait sur le type ordinaire, l'expiration étant beaucoup plus courte que l'inspiration; la joue, à l'inspiration, s'écarte d'un mouvement monophasique, tandis que l'abduction du volet se fait en deux phases, dont la

seconde ne commence que vers le tiers de la période inspiratoire ⁽¹⁾. La membrane branchiostège, à demi cachée sous l'interoperculaire et le suboperculaire, se déforme rythmiquement, de façon que son bord postéro-ventral effectue des oscillations d'environ un millimètre, en se confondant, à l'expiration, avec le bord tranchant du suboperculaire; la marge de cette membrane branchiostège reste en contact avec la peau sous-jacente; l'expulsion de l'eau se fait par une « valvule » dorsale, limitée par une

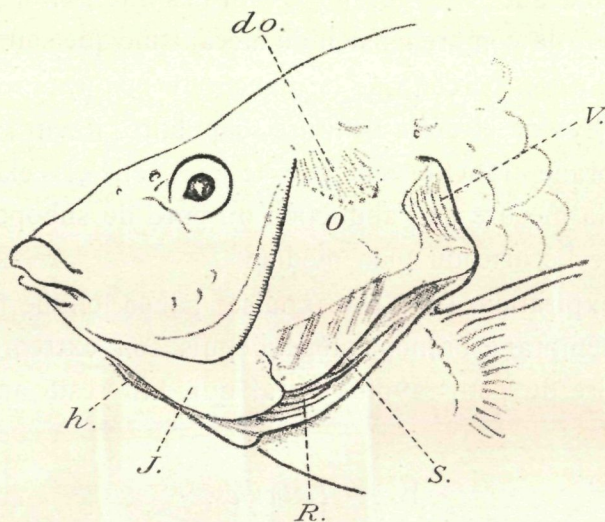


FIG. 16. — *Crenilabrus melops*. Tête de profil, à la fin de l'inspiration.

do., position de l'insertion du *m. dilatator operculi*;

h., pointe de l'hyoïde;

J., interoperculaire;

O., operculaire;

R., moitiés distales, visibles, des cinq rayons branchiostèges;

S., suboperculaire (par transparence, insertion des releveurs du premier rayon);

V., valvule expiratrice.

échancrure de l'operculaire et par le bec postérieur flexible du suboperculaire; ce n'est qu'au cas où l'amplitude des mouvements s'exagère que l'eau expirée décolle le bord de la membrane au niveau du pédoncule de la nageoire pectorale.

⁽¹⁾ Une manœuvre inspiratoire forcée s'accompagne d'un jeu diphasique de la joue et de la mandibule.

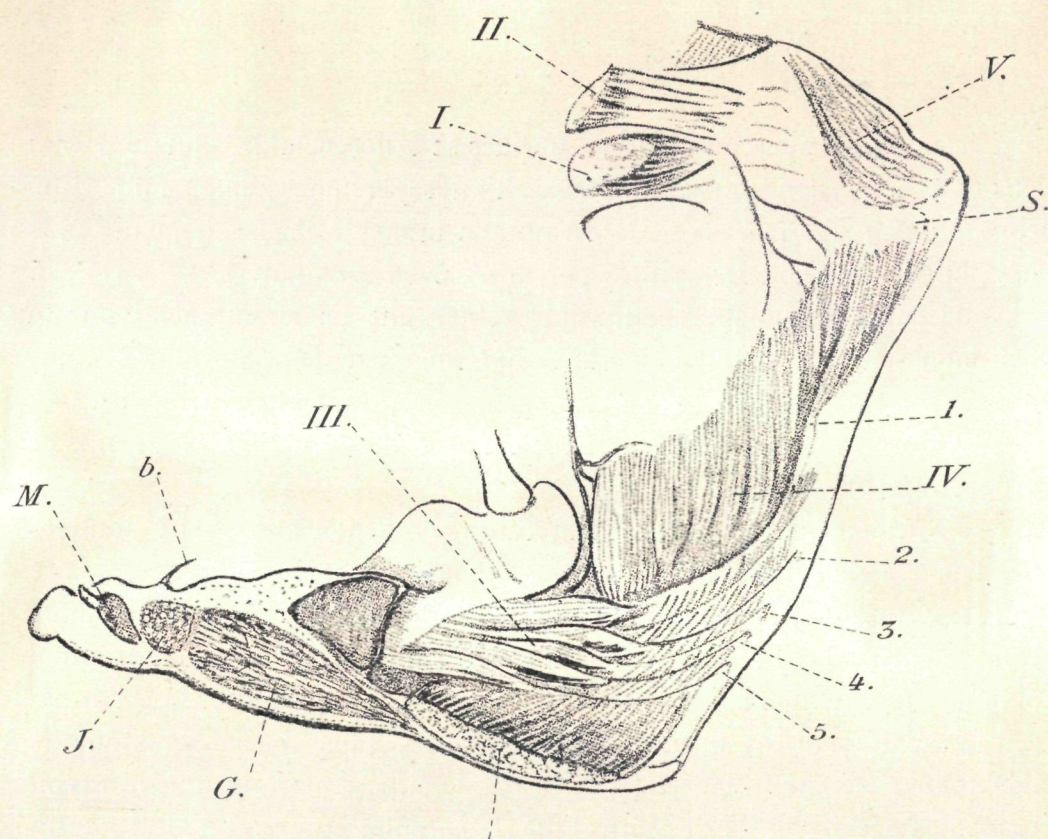


FIG. 17. — *Crenilabrus melops*. Volet et membrane branchiostège vus du côté interne; ventralement, la coupe est sagittale.

C., valvule buccale ventrale;
 G., m. geniohyoideus;
 Hh., m. hyohyoideus inferior;
 J., m. intermandibularis;
 M., dentaire, avec dent;
 S., pointe du suboperculaire;
 V., valvule expiratrice;

I., m. adductor operculi;
 II., m. levator operculi;
 III., m. extenseurs des rayons branchiostèges;
 IV., m. releveur du premier rayon branchiostège;
 1., 2., 3., 4., 5., extrémités distales des rayons branchiostèges.

Quand le poisson nage tranquillement ⁽¹⁾, la bouche reste encore ouverte; les mouvements des pièces latérales et de l'appareil branchiostège persistent, quoique diminuant d'amplitude et de rapidité; je n'ai pas vu que, pendant une pause postinspiratoire, un courant continu s'établît entre la fente buccale et la valvule expiratrice.

*
**

L'appareil operculaire des Labridés se différencie de celui de *Perca* par une extension plus ventrale de l'interoperculaire, lame mince qui couvre davantage la base de la membrane branchiostège, elle-même plus développée dans le sens ventral par un relèvement, dans le sens dorsal, plus accentué du suboperculaire, qui se termine postérieurement en un bec mousse, coupant la membrane marginale en deux portions : l'une appartenant à l'appareil branchiostège, l'autre, de faible hauteur, servant d'exutoire ordinaire à l'eau expirée; cette portion a d'ailleurs un muscle propre (fig. 6).

Ventralement, les deux membranes branchiostèges sont soudées médialement jusqu'au niveau du bord postérieur de l'interoperculaire (fig. 18) et les deux muscles hyohyoïdiens inférieurs forment là une bande transversale, large et épaisse, bien différente du faible tractus longitudinal oblique présent chez la Perche. — Le reste de la musculature de l'appareil branchiostège est aussi plus développé, et plus spécialisé d'ailleurs que chez la Perche, en ce sens que la bande supérieure, qui unit le rayon branchiostège 1 au bord ventral de l'operculaire, prend l'allure d'un muscle releveur particulièrement robuste (*R*, fig. 18); et qu'il se rencontre, spécialisation d'une portion de l'hyohyoïdeus, cinq muscles extenseurs d'autant de rayons branchiostèges : ces muscles fusiformes s'insèrent, d'une part, sur la région basale interne de chaque rayon, et d'autre part, sur le bord interne du cératohyoïde (à l'exception du muscle du rayon 3, qui s'arrête sur la base du rayon 5, parce que seul

⁽¹⁾ La nage lente et lourde des Labridés se fait sur un mode particulier, au moyen des pectorales; quelquefois interviennent, en godille, la seconde dorsale, et très rarement, par un mouvement peu accentué et peu durable, la caudale, qui, restant ordinairement immobile, sert plutôt de gouvernail.

des cinq rayons, ce troisième a sa cavité articulaire reportée sur la face interne du cératohyal. Ces muscles jouent le rôle d'extenseurs, parce que leur insertion hyoïdienne est située notablement plus ventralement que l'articulation du rayon correspondant.

Ainsi, contrairement aux Perches, les Labridés présentent un ori-

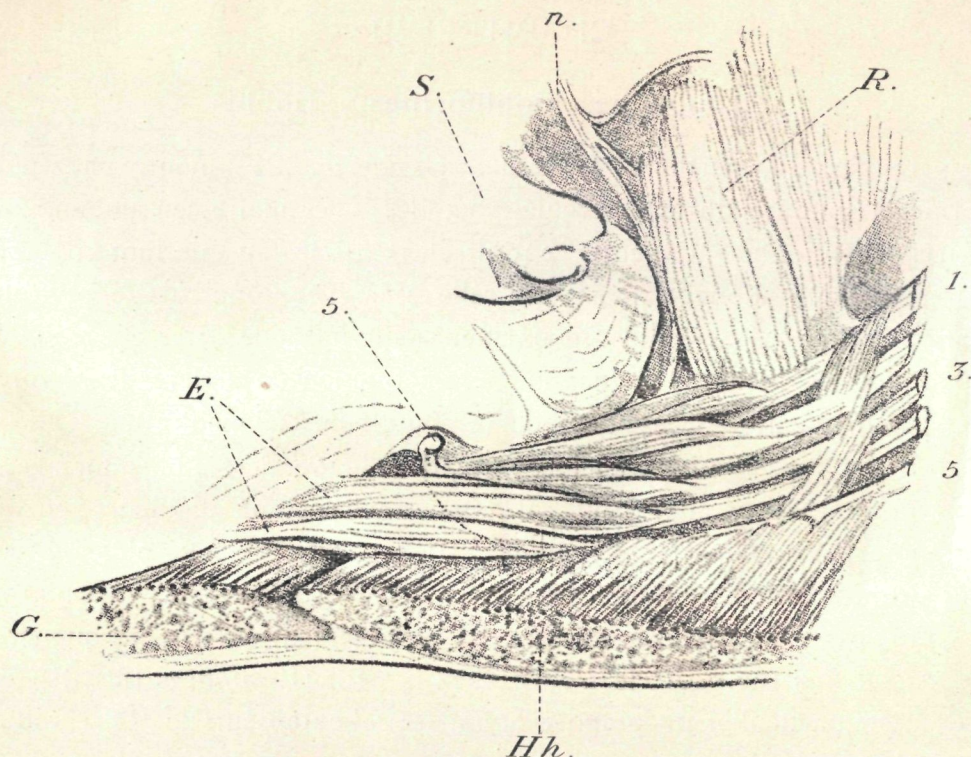


FIG. 18. — *Crenilabrus melops*.

Portion d'une préparation analogue à celle de la figure précédente:
région de la base de la membrane branchiostège.

E., muscles extenseurs des rayons branchiostèges;

G., m. géniohyoïdeus;

Hh., m. hyohyoïdeus inferior;

n., n. facialis hyoïdeus;

R., m. releveur du premier rayon branchiostège;

S., stylohyal;

1., 3., 5., rayons branchiostèges coupés.

fice respiratoire réduit, dorsal, caractère que la série des Gastérostéiformes nous a montré aller de pair avec la vie au fond; une liaison ventrale des opercules et un *m. hyohyoïdeus* épais, transversal, que nous avons remarqué au chapitre II dans la comparaison Carpe-Saumon; un

étalement dans le sens ventral de l'interoperculaire, que nous retrouvons plus loin chez des formes sessiles; un développement considérable de la musculature branchiostégale, tous caractères du séjour sur le fond. Je ne connais pas de Perciformes allant plus loin dans cette évolution.

CHAPITRE VII

Groupe des Gobiiformes : *Gobius*.

La fig. 19, partielle, concernant *Gobius minutus*, montre chez cette forme la soudure du suboperculaire et de l'operculaire, en une plaque extrêmement mince du côté ventral; en outre, le fait que l'interoperculaire, en lame allongée, n'est pas relié à la pièce operculaire par une liaison ligamenteuse solide, mais bien à l'hyoïde, de sorte que chez ce poisson c'est surtout l'abduction et la rétraction en arrière de l'hyoïde qui commandent l'abaissement de la mandibule, à l'inspiration.

Il y a cinq rayons branchiostèges, dont le premier, le plus dorsal, est extraordinairement élargi (fig. 19), sa tranche étant d'ailleurs encore agrandie par un haut repli cutané ⁽¹⁾; le cinquième, le plus ventral (fig. 20), est fortement réduit dans ses dimensions transversales. Je n'ai vu les muscles extenseurs basaux externes sensiblement développés que chez *G. paganellus* (fig. 20); je trouve chez le petit *G. minutus* (fig. 19) un extenseur particulier du premier rayon (*e*¹); l'extenseur de R⁵ se réduit à une lame mince, cachée partiellement par le *m. geniohyoideus*. Les deux figures donnent une idée de la nappe musculaire interne assurant le res-

⁽¹⁾ Les rayons branchiostèges ont, chez beaucoup de Téléostéens, la forme courbe et tranchante d'un cimeterre, dont le dos élargi sert, par ses deux arêtes, à l'insertion des petits muscles interradiaires expirateurs; souvent, d'autre part, un élargissement basal donne insertion au *m. extenseur*. Le bord convexe et tranchant du rayon s'élargit d'ordinaire par une lame cutanée plus ou moins développée, quelquefois fragmentée en petits lobes. Et ces lames des rayons branchiostèges s'alignent parallèlement sur la face externe de la membrane, plus ou moins à la manière des feuillets d'un livre: leur rôle paraît être de faciliter le maintien du parallélisme des rayons courbes, durant leur glissement résultant d'un jeu en somme complexe.

serrement expiratoire de la membrane branchiostège : elle se trouve découpée en segments successifs par les divers rayons branchiostèges ; son segment dorsal, se terminant sur une crête interne de l'opercule, constitue le releveur de R^1 (r^1 , fig. 19) ; son segment ventral, de R^5 à la ligne médiale, forme le *m. hyohyoideus inferior*, dont la contraction n'est efficace que parce qu'il glisse sur un espace lymphatique interposé entre lui et le muscle coraco-hyoïdien.

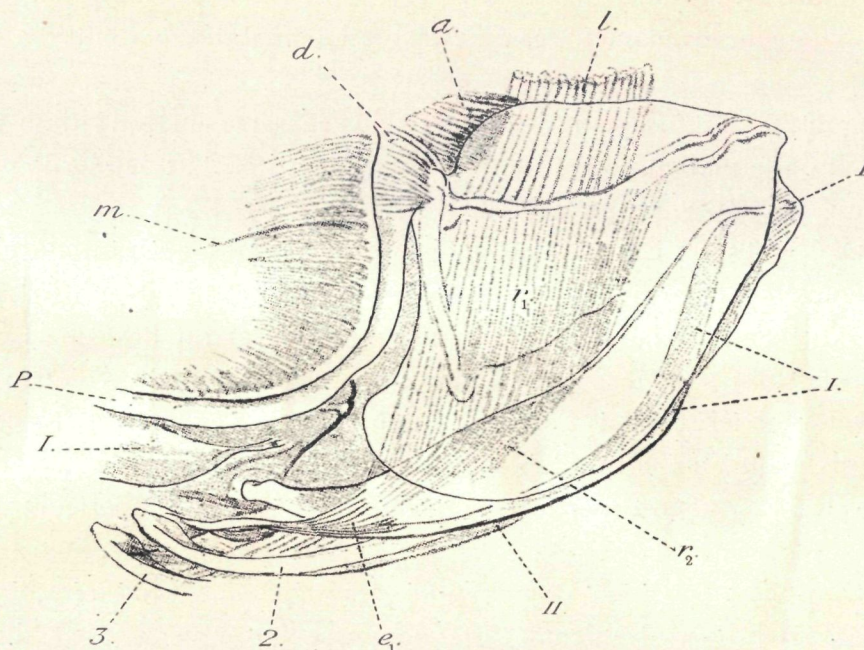


FIG. 19. — *Gobius minutus*. Vue latérale de l'opercule gauche.

- | | |
|--|--|
| $I.$, interoperculaire, relié postérieurement à l'hyoïde; | $m.$, m. adductor mandibulae; |
| $P.$, préoperculaire (bord postérieur); | $d.$, m. dilatator operculi; |
| $1.$, extrémité distale du premier rayon branchiostège et pointe supérieure de la membrane branchiostège; | $a.$, m. adductor operculi; |
| $2.$, $3.$, deuxième, troisième rayons branchiostèges; | $l.$, m. levator operculi; |
| $I.$, $II.$, crêtes cutanées ventrales de R_1 et R_2 ; | r_1 , m. releveur du premier rayon; |
| | r_2 , muscle releveur du deuxième rayon; |
| | e_1 , muscle extenseur externe du premier rayon. |

Le rayon branchiostège 5 forme la limite médiale de la cavité branchiale, qui vient donc finir en biseau contre la rondeur du muscle coraco-hyoïde. L'orifice expiratoire normal est situé ventralement (fig. 20) contre

la base de la nageoire pectorale, entre les extrémités des rayons branchiostèges 4 et 5 ⁽¹⁾.

Nous avons décrit, notamment dans notre étude générale, les manœuvres respiratoires des *Gobius*: le diphasisme de l'abduction des parois ventrales et latérales de la cavité bucco-pharyngienne, le retard du jeu du volet sur celui de la région plus antérieure, la durée beaucoup plus courte de la phase expiratoire, etc. Je n'y reviendrai plus ici; mais je décrirai immédiatement les manœuvres qu'effectue *Gobius minutus* pour se terrer dans le sable.

Gobius minutus peut s'enfoncer dans le sable du fond d'un aquarium où on le met en observation, surtout quand on fait baisser le niveau de l'eau de couverture.

De grands mouvements des nageoires pectorales, agissant au rebours des mouvements ordinaires de natation, projettent le sable vers l'avant, tandis que des oscillations, de faible amplitude et rapides, de la queue agitent le sable sous-jacent, en soulèvent les grains et les projettent surtout vers l'arrière. Ainsi se creuse une fosse, où le *Gobius* s'enfonce tout d'abord jusqu'à mi-corps, laissant émerger encore la moitié dorsale des pectorales, la majeure partie de la tête et la région supérieure de la queue.

Dans cette position d'immobilité, les mouvements respiratoires se ralentissent progressivement et prennent assez promptement le rythme de 80 par minute.

Quelquefois, le poisson s'enfonce davantage dans le sable, jusqu'à ne laisser à découvert que la bouche et les yeux. Alors le rythme respiratoire se ralentit encore, jusqu'à 70 par minute par exemple, et l'amplitude des excursions des opercules, gênées par la résistance du sable, diminue au point de devenir nulle. — On peut, dans ces conditions, recouvrir artificiellement le poisson de sable, de plus en plus, comme peuvent

⁽¹⁾ C'est à tort que BAGLIONI cite *Gobius paganellus* parmi les formes qui ont une valvule expiratoire dorsale (*Mémoire cité*, p. 208). Tout dorsalement, le bord mou du volet operculaire présente, en coupe, la forme d'un Z aux angles arrondis, dont le jambage inférieur (médial) se moule sur la surface claviculaire, pendant son glissement aller et retour.

le faire, à la mer descendante, les étalements côtiers des vagues. Le *Gobius* reste immobile longtemps, sous une couche de deux centimètres de sable; et dans ces conditions, où le jeu des opercules est difficile, leur

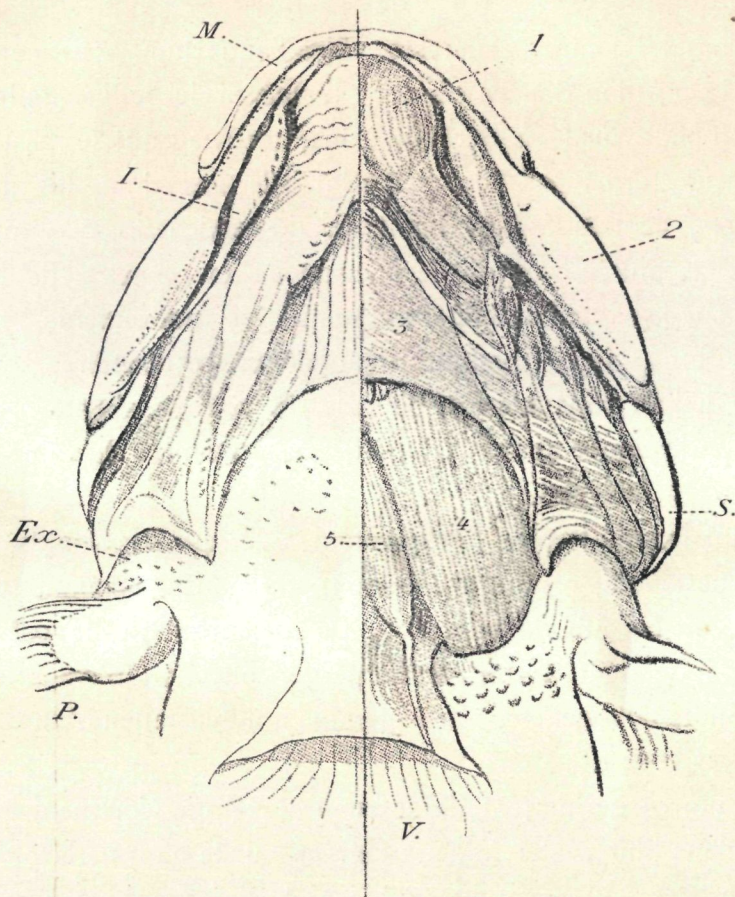


FIG. 20. — *Gobius paganellus*. Tête vue ventralement.
à gauche, à l'état normal, chez le vivant;
à droite, dissection des muscles superficiels.

Ex., orifice expiratoire;
I., interoperculaire;
M., mandibule;
P., nageoire pectorale;
S., suboperculaire;
V., nageoire ventrale;

1., m. geniohyoideus;
2., m. adductor mandibulae;
3., m. hyohyoideus;
4., m. coracohyoideus;
5., muscle du rayon antérieur de la ventouse ventrale.

déplacement devient à peu près nul: le courant d'eau est assuré par les mouvements du plancher buccal et des membranes branchiostèges. — Après un intervalle de temps plus ou moins long, une heure par exemple,

dans mes expériences, le poisson tend à reprendre la position décrite antérieurement, où les yeux et la bouche émergent du sable, et qui semble être celle qu'adopte le *Gobius* qui s'enfonce spontanément dans le sable de la plage.

Si alors on aspire l'eau restée dans l'aquarium, pour mettre le poisson dans la position d'à-sec où peut le laisser le reflux dans du sable humide, on peut voir le sujet réduit à inspirer l'eau qui se rassemble dans le petit creux formé par l'ouverture buccale; le rythme des mouvements respiratoires, de très faible amplitude, descend à 60, 50... par minute.

Et si, de plus, on extrait le poisson de sa cachette, de façon qu'il gise à sec sur le sable humide, on voit que les mouvements respiratoires s'arrêtent; puis, après quelques manœuvres respiratoires qui peuvent introduire de l'air dans la cavité buccale, le poisson s'agite et finit ordinairement par gagner un creux humide où la mobilité du sable lui permet de s'enterrer à nouveau.

Ce qui frappe le plus l'observateur, c'est que les *Gobius*, dans semblables expériences, restent absolument immobiles, pendant des heures, lorsqu'ils sont enfouis dans le sable, ou même quand, exposés à découvert, ils parviennent à trouver la petite collection d'eau nécessaire à l'immersion de la bouche et conséquemment à l'entretien d'un courant respiratoire très réduit.

Ces allures permettent de se rendre compte comment les *Gobius* résistent, dans l'intervalle de deux marées, sur le haut de la plage sablonneuse, dans des flaques sujettes à s'assécher pendant un certain temps.

*
* *

Avec quelques particularités d'ordre secondaire, tels la soudure du suboperculaire avec l'operculaire, le développement en hauteur du rayon branchial dorsal, la liaison de l'interoperculaire à l'hyoïde, nous trouvons chez *Gobius* des cavités branchiales spacieuses, l'appareil branchiostège très développé, l'orifice expiratoire réduit: caractères des formes de fond; par extraordinaire, l'orifice expiratoire est ventral.

CHAPITRE VIII.

Groupe des Scorpaeniformes : *Cottus*, *Trigla*.

Nous avons décrit antérieurement ⁽¹⁾ les modalités des mouvements respiratoires chez *Cottus*, ainsi que les variations de leur rythme et de leur forme (pp. 31-38); nous avons particulièrement noté chez cette

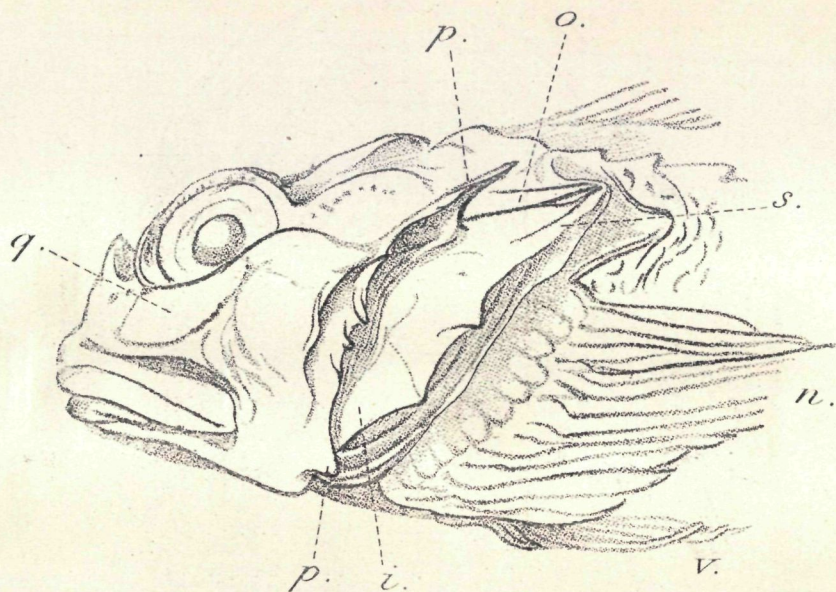


FIG. 21. — *Cottus bubalis*. Tête de profil.

i., interoperculaire; la ligne croise les rayons branchiostèges 1-4;

n., nageoire pectorale;

o., operculaire;

p., préoperculaire, anormalement redressé, post mortem, par la traction du m. adductor mandibulae;

q., plaque suborbitaire antérieure;

v., nageoire ventrale;

s., suboperculaire.

forme, prise comme exemple de poisson de fond, que l'abaissement de la mâchoire inférieure se produit dès le début de la phase inspiratoire et son relèvement dès le début de l'adduction expiratoire, et cela en raison

⁽¹⁾ V. WILLEM et L. DE BERSAQUES, Les types de mouvements respiratoires chez les Téléostéens. (*Mémoires de l'Académie royale de Belgique*, in-8°, tome IX, 1927.)

même de liaisons anatomiques étroites et complexes qui lient les diverses pièces de l'appareil respiratoire et déterminent le synchronisme de leur jeu; nous avons signalé aussi que la manœuvre inspiratoire, quand elle acquiert une certaine amplitude, est diphasique, à cause de la forme de la contraction du système musculaire hyoïdo-claviculaire.

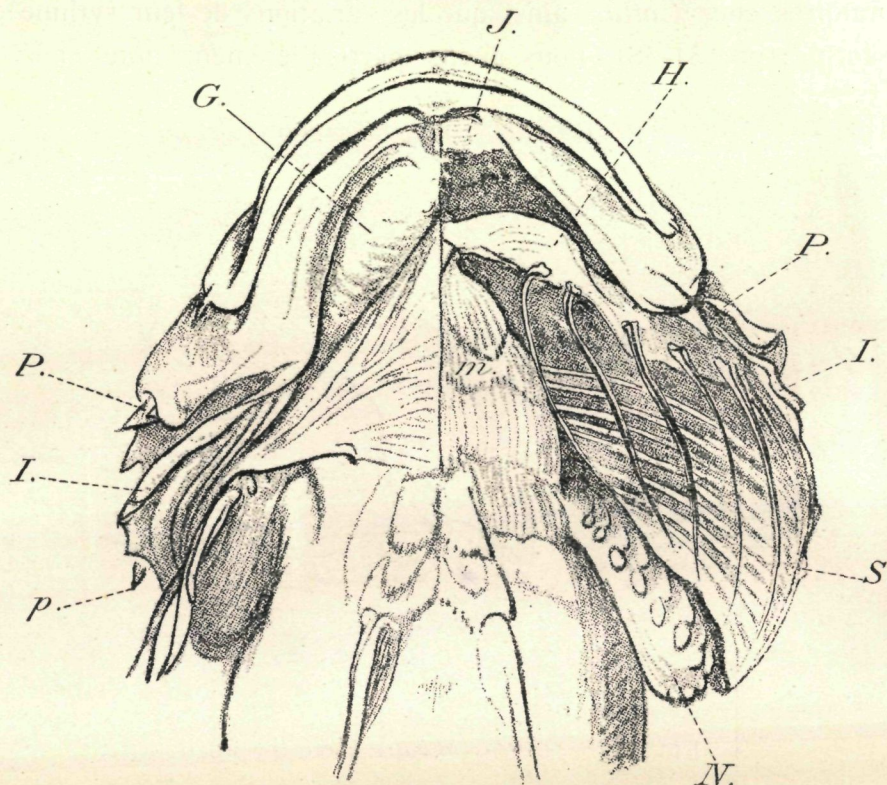


FIG. 22. — *Cottus bubalis*.

Tête vue ventralement, dans une attitude anormale;
le côté gauche de la figure, après enlèvement de la peau;
du côté droit, dissection de l'hyoïde
et enlèvement d'une partie de la membrane branchiostège.

G., m. geniohyoideus;
H., hyoïde;
I., interoperculaire;
J., m. intermandibularis;

m., m. sternohyoideus;
N., base de la nageoire pectorale;
P., préoperculaire;
S., suboperculaire;

Diverses particularités anatomiques ressortent des figures ci-jointes. Le suboperculaire est réduit à une lame étroite, à bord ventral parallèle à celui de l'operculaire, soutenant encore de sa pointe flexible le bec ven-

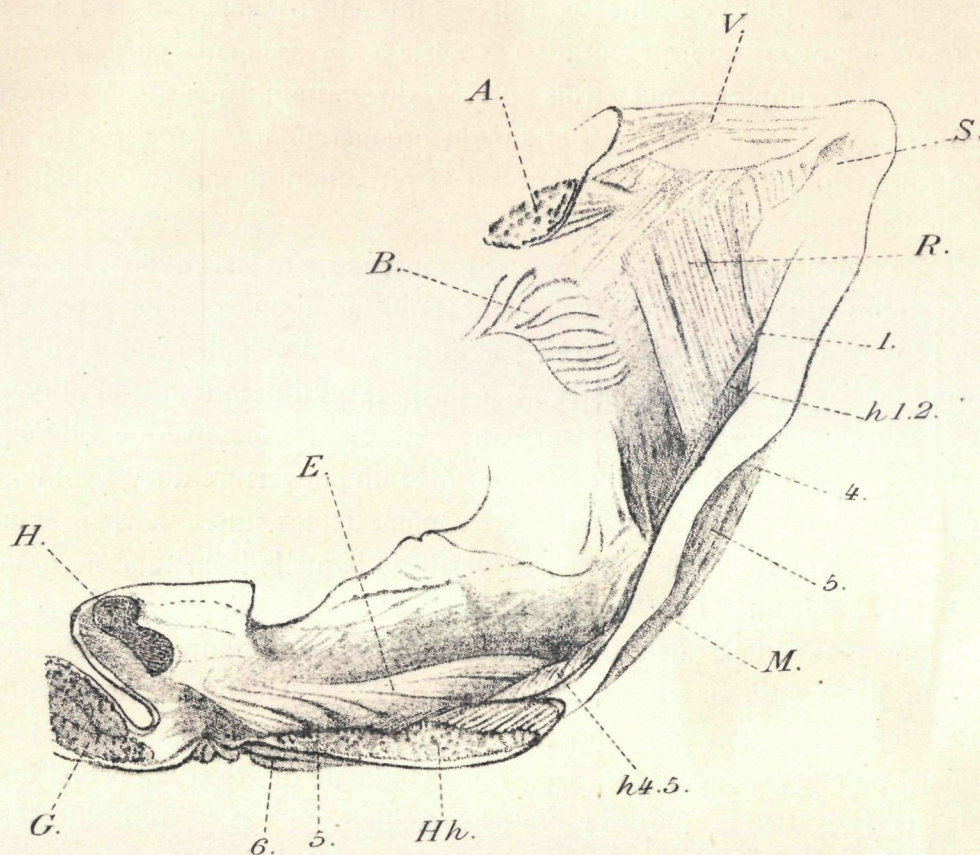


FIG. 23. — *Cottus bubalis*. Volet operculaire et appareil branchiostège, en position d'expiration; vue interne.

- | | |
|---|--|
| A., m. adductor operculi; | R., m. releveur du Rb. 1, s'insérant du côté dorsal sur l'operculaire; |
| B., pseudo-branchie; | S., pointe du suboperculaire; |
| E., cinq muscles extenseurs des rayons branchiostèges 2, 3, 4, 5 et 6; | V., valvule de l'orifice expirateur; |
| G., m. geniopharyngeus; | h 1. 2., bande du m. fléchisseur reliant Rb. 1 à Rb. 2; |
| H., articulation médiale de l'hyoïde; | h 4. 5., bande musculaire reliant Rb. 4 à Rb. 5; |
| Hh., m. hyohyoideus inferior, coupé sur la ligne médiale; | 1., 4., 5., 6., rayons branchiostèges. |
| M., repli interne de la membrane marginale; l'origine du trait correspond à l'extrémité distale du Rb. 6; | |

tral de la valvule expiratoire, et attachée étroitement en biseau sous l'operculaire. — L'operculaire étant lui-même médiocre, la surface du battant branchial est relativement faible par rapport à celle de la paroi latérale bucco-pharyngienne: ce fait est mis en évidence par la fig. 21, correspondant à une préparation choisie expressément, parce qu'elle dégage le complexe des trois pièces du battant, que normalement recouvre en partie le bord postérieur du préoperculaire, lequel est ici, au contraire, violemment tiré en avant par la rétraction du muscle adducteur de la mandibule.

La membrane branchiostège est soutenue par six rayons; tous, à l'exception du premier dorsal, sont pourvus d'un muscle extenseur (fig. 23, E) ⁽¹⁾. — Il ne faudrait pas juger du développement et de la forme de l'appareil branchiostège par l'aspect qu'il prend chez la plupart des échantillons fixés rapidement: une rétraction excessive de l'hyoïde par les muscles sterno-hyoïdiens détermine une ouverture du V hyoïdien, un élargissement de l'arc palatin et en même temps une extension anormale des rayons branchiostèges, en vertu de laquelle la membrane branchiostège subit un étalement forcé, qui en efface les plis et lui donne un ballonnement tout à fait artificiel (moitié droite de la figure 22). En fait, comme il est indiqué sur les figures 21 et 22 (à gauche), la membrane branchiostège reste à demi abritée sous l'opercule, recourbée en un V dont la concavité est occupée par la portion proximale de R^3 et la portion distale de R^2 ; d'autre part, la branche médiale de l'U se réfléchit vers l'arrière à angle vif pour former la bande marginale lisse qui s'applique contre la peau de la région claviculaire (fig. 22).

En résumé, nous reconnaissons immédiatement chez *Cottus*, outre la soudure de l'operculaire et du suboperculaire, dont nous chercherons la signification plus tard, un appareil branchiostège fort développé, une membrane marginale repliée en valvule, appliquée contre la peau claviculaire, un orifice expiratoire rétréci, dorsal: tous caractères déjà vus chez des formes de fond.

⁽¹⁾ DIETZ me paraît les avoir méconnus et représentés (fig. 29, p. 140) comme un faisceau de fibres longitudinales allant des deux rayons ventraux à l'hypohyal.

*
* *

Cottus bubalis peut se terrer à moitié dans du sable, enfouissant ses nageoires ventrales et pectorales, la tête jusqu'au menton et l'angle inférieur du préopercule, ainsi que la moitié inférieure de la hauteur du tronc et de la queue.

On voit alors la tête se soulever rythmiquement, ordinairement à 80 balancements par minute. La manœuvre respiratoire est assurée surtout par le jeu de la membrane branchiostège et du plancher buccal; car les opercules jouent à peine, sinon pas du tout: les pointes des épines préoperculaires peuvent ne pas se déplacer du tout, dans le sens transversal. Par contre, le déplacement de la pointe portée par l'opercule indique la participation du volet à la manœuvre respiratoire.

Dans ces conditions, le poisson se laisse couvrir davantage de sable ⁽¹⁾. Si l'on charge encore les côtés de la tête, on voit les deux courants expiratoires donner naissance à deux jets verticaux soulevant rythmiquement deux petites colonnes de sable et formant à la fin deux petits cratères à bords instables. Le rythme respiratoire ralentit: plus on charge la tête du poisson et plus son balancement vertical est contrarié: on observe ainsi des rythmes de 60 ou 55 manœuvres par minute.

Le poisson ne proteste contre l'ensablement progressif qu'en maintenant libre sa bouche, où pénètre du sable à chaque inspiration: il se contente de relever le museau à bonne hauteur et à rejeter, par un crachement délibéré, le sable qui gêne le courant inspiratoire. Disons encore qu'à l'expiration, de l'eau reflue, même après le rabattement des valvules labiales, par les deux extrémités de la fente buccale.

***Trigla gurnardus* L.**

J'ai eu l'occasion, à Roscoff, d'examiner pendant quelques heures un petit exemplaire de *Trigla gurnardus*. Les mouvements respiratoires ressemblent beaucoup à ceux de *Cottus*; mais le rythme en était plus

⁽¹⁾ Je n'ai jamais vu *Cottus bubalis*, à Wimereux, s'ensabler davantage, spontanément.

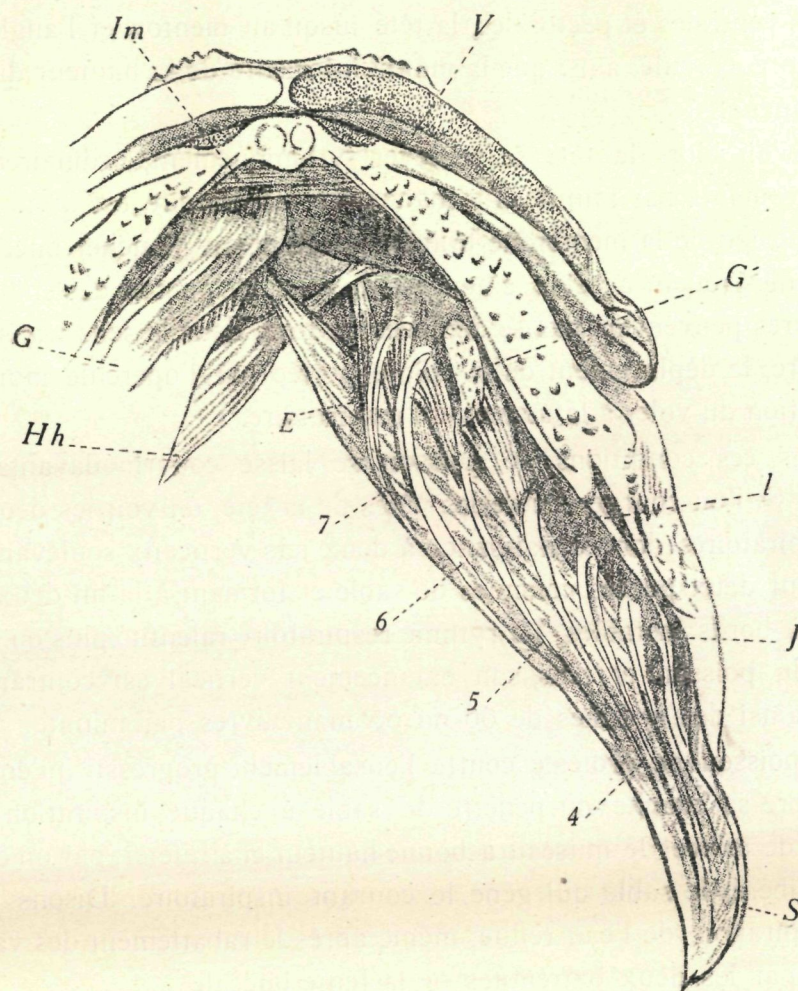


FIG. 24. — *Trigla lineata*. Musculature de l'appareil branchiostège, vue ventralement.

E., m. extenseur proximal du rayon branchiostège 7;

G., geniohyoideus;

Hh., m. hyohyoideus médial;

Im., m. intermandibularis;

J., interoperculaire;

L., ligament mandibulo-interoperculaire;

S., suboperculaire;

V., valvule buccale.

rapide: 120 à la minute. La forme de l'articulation du volet operculaire avec le préoperculaire en permet un jeu plus indépendant.

Borcea a décrit chez *Trigla corax* ⁽¹⁾ le *m. hyohyoideus superior* (« éleveur des rayons ») et un *m. hyohyoideus inferior*, comportant un « abducteur hyoïdien » (*Ah*, fig. 13), un « m. abducteur distal » à tendon

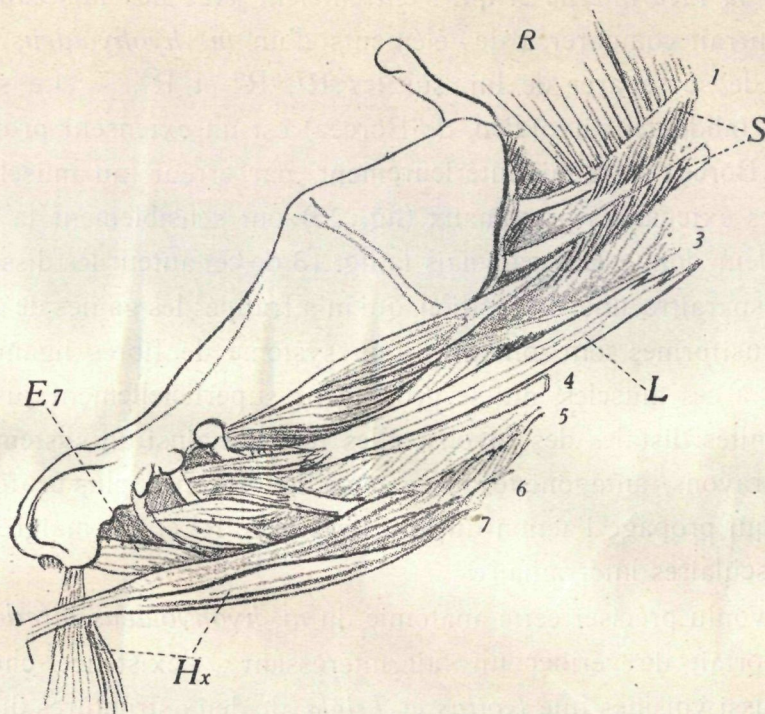


FIG. 25. — *Trigla lineata*.

Musculature de l'appareil branchiostège, côté droit, vue interne.

E7., m. extenseur basal du rayon branchiostège ventral;

Hx., m. hyohyoideus croisé;

L., lambeau de la couche fibreuse interne;

S., deux portions du m. hyohyoideus superior;

1. — 7., rayons branchiostèges;

R., portion du m. h. h. s : releveur du rayon dorsal.

croisé et de petits « abducteurs proximaux » des six rayons inférieurs. — P. A. Dietz ⁽²⁾, dont le mémoire est postérieur à celui de Borcea, four-

⁽¹⁾ BORCEA (*Mémoire cité*, p. 218).

⁽²⁾ P. A. DIETZ (*Beiträge ...*, p. 140).

nit du même système un diagramme moins exact et moins complet, en ce sens qu'il méconnaît les extenseurs (abducteurs) proximaux, en les unissant en un *hyohyoideus inferior lateralis*.

En fait, je vois chez *Trigla lineata*, le *m. hyohyoideus inferior medialis*, croisé, s'étaler, dans le sens caudal, par des faisceaux très distincts sur la face interne et qui s'entremêlent avec des faisceaux courts qu'on pourrait comparer à des éléments d'un *m. hyohyoideus superior* en train de se séparer de lui, sur les R⁷, R⁶ et R⁵. — Le soi-disant m. latéral (abducteur hyoïdien, de Borcea) est un extenseur proximal de R⁷, que Borcea a réuni antérieurement, par erreur, au muscle croisé. Les autres extenseurs proximaux (fig. 25) ont sensiblement la distribution que leur donne Borcea; mais la fig. 13 de cet auteur les dissocie trop et fait disparaître une disposition qui m'a frappé: les gaines de ces petits muscles fusiformes sont solidaires d'un système de fibres ligamenteuses parallèles à ces muscles, qui se prolongent superficiellement jusque sur les extrémités distales des rayons; elles forment ainsi un système extenseur des rayons, antagoniste du système ligamenteux, plus profond, plus vertical, qui propage l'action du m. releveur de R¹ et des maigres bandellettes musculaires interradiaires.

J'ai voulu préciser cette anatomie du *m. hyohyoideus inferior*, parce qu'il importait de vérifier un fait intéressant: l'existence chez deux formes aussi voisines que *Cottus* et *Trigla*, de deux structures différentes de la partie médiale du muscle, que nous avons rencontrées, d'une part, chez les Salmonides et, d'autre part, chez les Cyprinides: la forme croisée et la forme transversale. La disposition croisée de *Trigla* concorde avec le fait de l'extension ventrale des fentes branchiales, commune chez les poissons nageurs. Les Trigles, d'ailleurs, sont beaucoup moins sédentaires que *Cottus* et, ce qui m'a frappé à Roscoff, ont des exigences en oxygène beaucoup plus grandes que les poissons de fond du type *Cottus*.

CHAPITRE IX

Groupe des Trachiniformes.

1. *Trachinus*.

La fig. 26, dessinée sur le même mode que les figures types du chapitre général auxquelles elle doit être comparée, montre la structure globale des parois latérales des cavités respiratoires. Il convient de noter

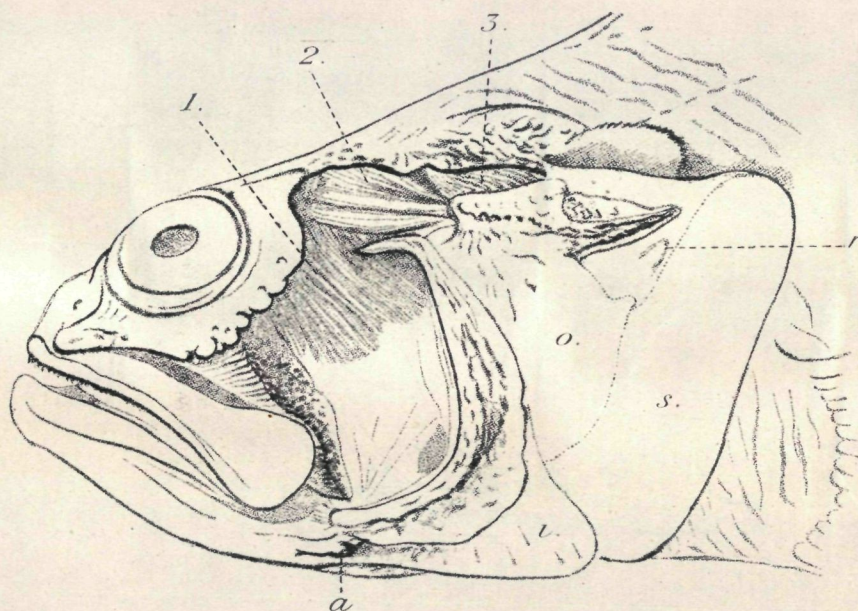


FIG. 26. — *Trachinus draco*. Tête du côté gauche.

- | | |
|--|--------------------------------|
| a., articulaire; | S., suboperculaire; |
| i., interoperculaire; | 1., m. levator arcus palatini; |
| o., operculaire; | 2., m. dilatator operculi; |
| r., position de la pointe du rayon branchio-
tège dorsal; | 3., m. adductor operculi. |

l'extension de ces parois dans la direction ventrale, la minceur de l'interoperculaire et du suboperculaire, la soudure de celui-ci avec l'operculaire.

Si nous observons la Vive en dyspnée, au rythme, par minute, de 80 mouvements, nous remarquons que la mandibule joue à peine, la fente buccale restant entr'ouverte; que toute la paroi latérale, volet branchial

compris, se meut d'une seule pièce, s'écartant d'un mouvement allongé, avec une très faible indication de diphasisme, et revenant d'un mouvement expiratoire brusque, au moins trois fois plus bref que l'abduction. Et un phénomène caractéristique de cette manœuvre est que ce jeu respiratoire, en somme très peu ample, part d'une position d'adduction maxi-

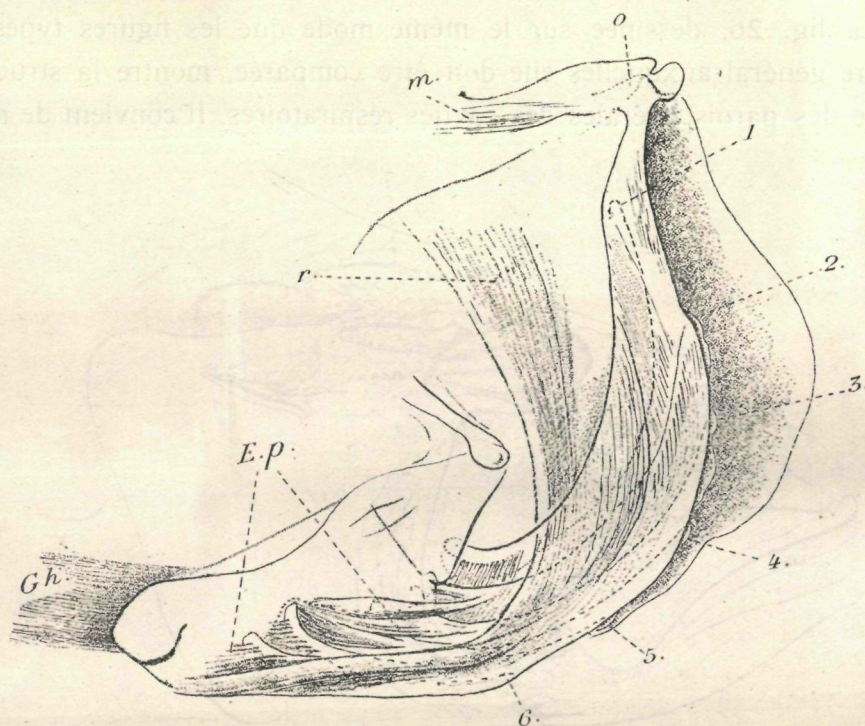


FIG. 27. — *Trachinus vipera*. Volet branchial, vue de la face interne.

E.p., m. extensores proximales des rayons
6, 5, 4, 3, 2;

Gh., m. geniohyoideus;

r., m. releveur du rayon 1;

m., muscle maintenant la pointe de l'opercule contre la peau;

o., pointe de l'opercule, vue par transparence.

male très écartée du corps: interoperculaire et suboperculaire se tiennent loin de la région scapulaire, limitant avec celle-ci un espace très large, où joue l'appareil branchiostège.

Au cours de l'inspiration, le bord interne de la membrane branchiostège s'abaisse jusqu'au niveau de la carène ventrale formée par la région

scapulaire du tronc, et les bords ventraux des deux membranes viennent ainsi en contact. A l'expiration, brusquement, dès le début de la flexion des rayons branchiostèges, le bord libre de la membrane quitte le corps, laissant pour l'expulsion de l'eau respiratoire une très large fente. Puis, tout à la fin de la phase expiratrice, ce bord de la membrane vient se réappliquer contre le corps, pour glisser ensuite à sa surface, à l'occasion de l'extension suivante du rayon le plus médial (R^6). Un point de celui-ci décrit ainsi, pendant une manœuvre complète, une ellipse dont le grand axe est oblique et incliné d'environ un demi-angle droit sur la verticale.

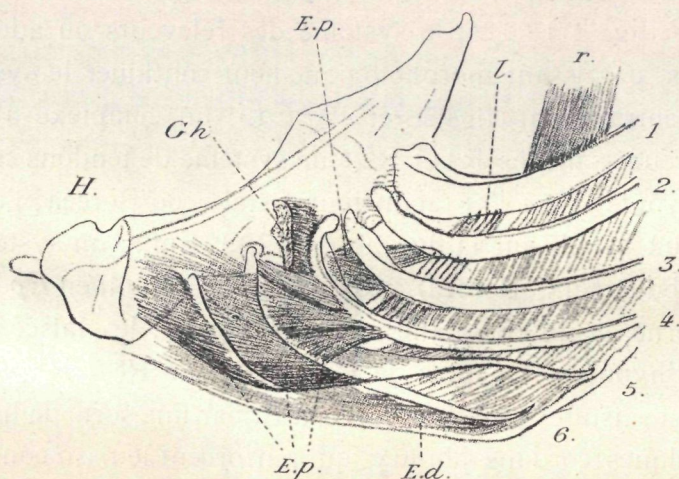


FIG. 28. — *Trachinus vipera*. Base de la membrane branchiostège; vue externe.

H., hyoïde;

Gh., mus. geniohyoïdeus, sectionné près de son insertion;

L., ligament unissant les rayons 2, 3, 4, et servant de tendon à des m. extenseurs proximaux;

r., muscle releveur du R. 1.;

E.p., m. extensores proximales;

E.d., m. extenseur distal de R_6 ;

1, 2, 3, 4, 5, 6, les rayons branchiostèges.

Les rayons précédents, R^5 , R^4 , accomplissent des mouvements de moins en moins amples, dessinant des ovales de plus en plus aplatis jusqu'à devenir, pour R^3 , une ligne droite oblique, parallèle aux grands axes des autres trajectoires. Et à la fin de l'expiration, la membrane branchiostège prend une section transversale en U (fig. 30) et le R^1 se trouve fléchi à peu près jusque contre le bord postérieur de son muscle fléchisseur.

Ces mouvements complexes des rayons branchiostèges sont commandés par un ensemble de muscles spécialisé. Borcea en a donné une description et une figure (1), qui a été reprise comme modèle de système branchiostège par E. Babak (2); j'ai cependant été amené à en pousser plus loin la figuration, parce que j'y voyais le système le plus compliqué de *m. hyohyoideus* que j'eusse rencontré (voir les trois figures ci-contre, 27, 28, 29). On y distingue tout d'abord: une large nappe mince, partant du bord supérieur de R⁴, pour aller se terminer partiellement sur R² (son tiers distal), sur R¹ (son tiers médian), et se continuant par le long muscle étroit, *r*, releveur de R¹; un petit faisceau, en plus, réunit les bases de R¹ et R² (fig. 27): c'est le système des releveurs ou adducteurs des rayons. Puis, paraissant morphologiquement continuer le système précédent, plus ventralement (fig. 28 et 29, *Ed.*), un complexe abducteur ou extenseur, réunissant les R⁶ et R⁵ à un système de tendons croisés s'insérant sur l'hyoïde: c'est l'« abducteur distal » de Borcea; j'en ai montré les principaux détails sur la fig. 29, 1, 2, 3. Enfin, un système d'extenseurs (ou abducteurs, Borcea) proximaux, qu'on voit en *Ep* de la fig. 27, du côté interne, et du côté externe sur la fig. 28: les faisceaux externes partent de l'hyoïde à R⁶, puis de R⁶ à R⁵ et de R⁵ à R⁴, et leur action commune est ensuite transmise jusqu'à R, par une sorte de ligaments formés de quelques cordons fibreux, qui renforcent le tissu conjonctif interradiaire.

Les trois figures 26, 27, 28, surtout cette dernière, montrent la forme des divers rayons branchiostèges, modelés par les muscles qui s'y insèrent: la robustesse de R¹, commandé par un releveur puissant; la saillie ventrale de R⁴, qui forme l'arête du U de la membrane branchiostège; l'élargissement en cuillerons de R⁵ et R⁶, pour des extenseurs externes forts; les lames cutanées (*m.*, fig. 29) parallèles, qui prolongent les saillies osseuses ventrales des rayons en cimeterres. Je signalerai plus loin un caractère encore de certains rayons branchiostèges: la gaine liquéfiée de leurs extrémités distales.

(1) I. BORCEA (*Mémoire cité*, fig. 10, p. 215).

(2) E. BABAK, dans le *Handbuch der vergleichend en Physiologie* de WINTERSTEIN, fig. 96, p. 599.

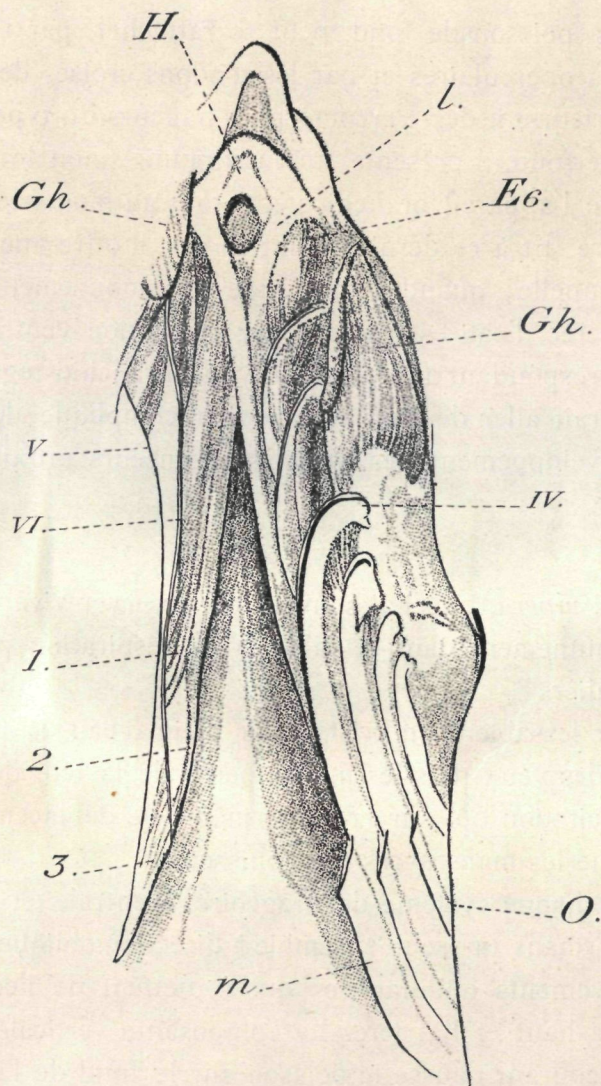


FIG. 29. — *Trachinus draco*. Base de l'appareil branchiostège, vue ventrale.

Gh., m. geniohyoideus sectionné;

H., hyoïde;

O., opercule sectionné horizontalement;

IV., rayon branchiostège IV, gauche;

V.VI., les deux derniers rayons branchiostèges droits, écartés latéralement pour montrer les m. extenseurs distaux;

1., m. extenseur distal latéral de R₆;

2., m. extenseur distal médial du même rayon;

3., petit muscle distal reliant R₆ à R₅;

m., membrane cutanée marginale de R₄.

*
* *

Trachinus, poisson de fond, peut se rattacher, par l'extension ventrale des fentes operculaires et par les tendons croisés des muscles hyoïdiens inférieurs, à des Percomorphes nageurs du type I. Des formes se posant sur le fond, il présente, au maximum, sinon le développement en grandeur de l'appareil branchiostège, tout au moins celui de son système musculaire. Et à ce dernier point de vue, il offre une caractéristique assez exceptionnelle: quand l'amplitude des mouvements respiratoires n'est pas exagérée, l'eau est expirée par la portion ventrale de la fente operculaire correspondant aux courts rayons branchiostèges; cette particularité me paraît aller de pair avec le jeu compliqué des rayons ventraux et le développement des muscles extenseurs proximaux en chefs nombreux.

*
* *

Trachinus vipera, que j'ai souvent pu observer vivant à Wimereux, s'enfouit communément dans le sable et sa respiration prend alors des aspects particuliers.

Posée sur le sable d'un cristalliseur plein d'eau, la Petite Vive suit attentivement des yeux tous les mouvements de la tête de l'observateur. Une légère excitation ou, sur la plage même, le déplacement de l'observateur provoque les manœuvres d'enfouissement.

Et alors, chaque système des nageoires ventrale et pectorale d'un même côté, formant un seul ensemble à direction oblique, se met à effectuer des mouvements ondulatoires qui projettent de l'eau et du sable meuble vers le haut et l'arrière. La composante verticale de la réaction qui naît de ce courant pousse le poisson sur le fond de la cuvette qui se creuse; la composante horizontale est annulée par la résistance du sable sur la paroi presque verticale du plancher buccal. D'ailleurs les mouvements ondulatoires des nageoires de droite et de gauche sont alternatifs dans leurs périodes, ce qui donne au corps du poisson un balancement latéral caractéristique, qui contribue, avec un mouvement fort ralenti de la queue, à provoquer l'enfoncement de la partie postérieure du corps.

Cette manœuvre d'enfouissement peut ne prendre que deux secondes, quand le sable est mou et meuble.

Généralement, le poisson s'enfouit de façon à ne laisser découverts que les yeux et la fente buccale. Dans cette situation, et même quand l'enfouissement reste beaucoup plus incomplet (en raison de la trop faible épaisseur de sable qui couvre le fond de l'aquarium), le poisson réagit peu aux excitations extérieures: des déplacements latéraux du couple oculaire sont les seules réactions qu'on observe. On peut toucher le sujet, lui

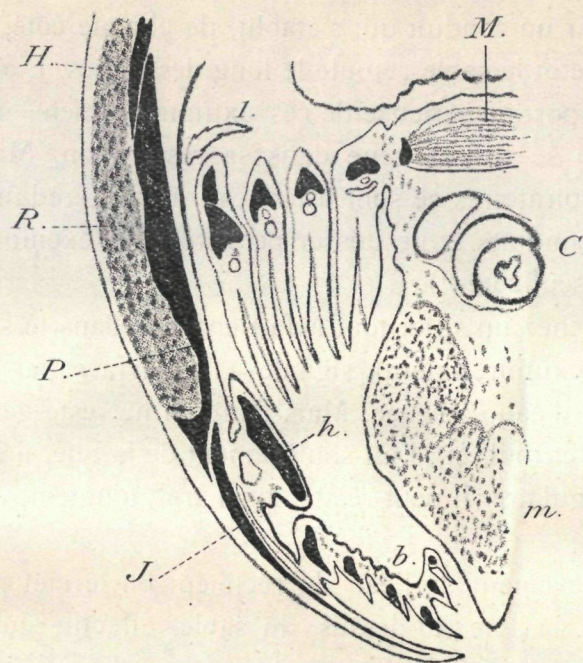


FIG. 30. — *Trachinus draco*.

Portion ventrale d'une coupe transversale de l'appareil respiratoire, montrant le développement dans le sens ventral de la cavité branchiale.

M., ligne médiane;	C., oreillette, ventricule et bulbe aortique du cœur;
H., bord ventral de l'hyomandibulaire;	h., hyoïde;
P., préoperculaire;	b., membrane branchiostège;
J., interoperculaire;	m., musculature unissant l'hyoïde à la ceinture scapulaire;
R., muscle releveur de la mandibule;	l., dent externe de l'arc branchial 1.

couvrir de sable la bouche et les yeux, sans provoquer chez lui de mouvement; un attouchement un peu rude, le redressement artificiel des rayons de la nageoire dorsale déterminent quelquefois de nouvelles tentatives d'enfouissement plus profond.

Chez la Vive ainsi enfouie, on remarque des mouvements oscillatoires de l'eau, en face de la fente buccale: un mouvement centripète allongé correspondant à l'inspiration; un mouvement inverse, reflux de fermeture de la valvule buccale, suivi d'une longue pause. Pas un grain de sable ne pénètre dans la bouche, ne passe à travers le grillage des dents immobiles. — On voit l'eau expirée revenir à la surface, quand les mouvements sont amples, et par un espace oblique situé sous la gorge du poisson et par un conduit qui s'établit, de chaque côté, entre le corps, le suboperculaire et le sable refoulé le long des flancs. L'obturation expérimentale d'une portion sérieuse de ces exutoires amène un déplacement de l'animal, qui se trouve gêné dans sa respiration. Mais, lorsque les mouvements respiratoires se sont atténués, on peut réduire et effacer la plupart de ces conduits et ne laisser persister, par exemple, que le canal postérieur d'un seul côté ⁽¹⁾.

De même, chez un sujet tout à fait enfoncé dans le sable, il peut ne persister qu'un exutoire latéral, signalé à la surface par un bouillonnement rythmique d'eau sableuse. Mais l'animal ne reste généralement pas longtemps ainsi enfoui, et, d'un soulèvement de la tête, il rétablit le canal antérieur, subjugulaire. Il peut rester ainsi très longtemps, presque invisible et protégé.

Si, par enlèvement de l'eau du récipient on le met presque à sec, le poisson soulève la tête au-dessus du sable, effectue quelques grandes manœuvres respiratoires, la bouche largement ouverte; puis, la gueule toujours béante, la cavité buccale pleine d'air, mais la membrane branchiostège baignée d'eau dans une petite dépression du sable, il continue

⁽¹⁾ On peut, au moyen de sable, caler les deux côtés de la tête et immobiliser entièrement les parois latérales de la cavité bucco-branchiale; le déplacement de l'hyoïde étant chez ce poisson très faible et le jeu du plancher buccal très peu important, la manœuvre respiratoire se trouve, dans ces conditions, presque entièrement assurée par le seul jeu des appareils branchiostèges: ce sont ces appareils branchiostèges qui aspirent l'eau non seulement dans les cavités branchiales, mais aussi dans la cavité bucco-pharyngienne. — Et à ce propos, si l'on considère que, même dans les circonstances normales, volet branchial et paroi latéral de la bouche oscillent sans jeu réciproque, on reconnaît que *Trachinus* réalise aussi complètement que possible, mais sous une forme imprévue, le « synchronisme respiratoire » que défendait P. Bert.

ses manœuvres de l'appareil branchiostège, qui brassent alors un mélange d'air, d'eau et de sable. Si un mouvement met le poisson sur le flanc, il reste immobile, la bouche entr'ouverte dans l'eau, respirant par le seul jeu de ses appareils branchiostèges. Puis il cherche à se recaler dans le sable et reste immobile encore, la tête émergeant et la cavité buccale, grande ouverte, pleine d'air.

Ce qui frappe dans semblable observation, c'est que la Vive, spontanément, ne s'enfouit pas tout à fait dans le sable; d'autre part, que, mise à sec, elle ne se débat pas comme beaucoup de poissons; mais encore, qu'elle est incapable de résister à une longue mise à sec: le rythme respiratoire descend à 60, 40, 25, et avant qu'apparaissent les ultimes soubresauts asphyxiques, le poisson est définitivement condamné; remis à l'eau aérée, il ne se rétablit pas. — Ethologiquement, cela veut dire que la petite Vive, tout en ayant acquis l'habitude de se terrer partiellement dans le sable, est incapable, en raison de ses besoins respiratoires, de s'y enfouir profondément; d'autre part, ne pouvant résister à une mise à sec de quelque durée, elle ne peut remonter aussi haut que *Gobius* et *Ammodytes* sur le fond de la zone de balancement des marées.

CHAPITRE X

Groupe des *Ammodytidae*.

Ammodytes lanceolatus L.

Je place ici l'examen d'*Ammodytes*, dont les relations zoologiques sont incertaines, parce que son appareil branchial me paraît présenter nombre de ressemblances avec *Trachinus*.

Comme le montre la fig. 31, l'appareil operculaire de l'Equille, en tenant compte de la forme plus allongée de la tête, ressemble fort à celui de la Vive: même minceur et même étalement des pièces; soudure à l'operculaire du suboperculaire, dont la limite supérieure s'indique encore visiblement chez les jeunes individus. Mais, chez l'Equille, le bord postérieur du suboperculaire est prolongé en arrière par une large membrane cutanée très mince, qu'une nappe annulaire contractile (*c*, fig. 32) contribue à maintenir, à l'inspiration, plus étroitement appliquée contre la peau

de la région claviculaire. — Il faut remarquer la complexité du *m. levator arcus palatini* (1), nettement divisé en une masse postérieure opérant sur l'apophyse du préoperculaire et en une masse antérieure, s'étalant sur la partie plus profonde de l'arc palatin; le *m. levator operculi*, par contre, est très étroit et peu développé.

La musculature de l'appareil branchiostège rappelle assez celle de *Trachinus*: même grand muscle releveur du R_1 , allant s'attacher dorsalement à la crête interne de l'operculaire (fig. 32); même disposition aussi

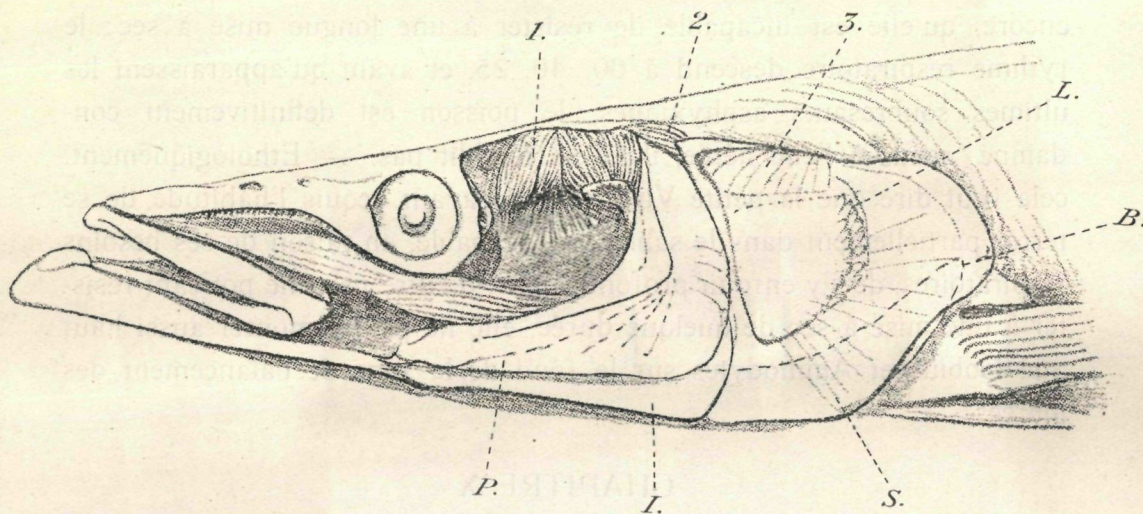


FIG. 31. — *Ammodytes lanceolatus*. Vue latérale de la tête, après enlèvement de la presque totalité du *m. adductor mandibulae*.

- | | |
|---|---|
| B., extrémité distale du r_1 et de la membrane branchiostège; | S., suboperculaire; |
| I., interoperculaire; | 1., <i>m. levator arcus palatini</i> ; |
| L., pointes des lamelles branchiales de l'arc IV; | 2., <i>m. dilatator operculi</i> ; |
| P., préoperculaire; | 3., <i>m. levator operculi</i> (vu par transparence). |

des muscles interradiaires; mêmes muscles hyohyoïdiens inférieurs, croisés, extenseurs des R_5 et R_6 , paraissant disposés de manière à tirer ces rayons contre le corps en même temps qu'ils contribuent à leur extension.

Je représente aussi, pour mémoire (fig. 33), la disposition du *m. protractor hyoidei*, formé de deux segments successifs; le plus caudal forme une lame en éventail, dont les fibres partent de l'hyoïde, recouvrent la

base des trois derniers rayons branchiostèges, forment l'âme d'un double pli cutané transversal couvrant la région de l'insertion des ligaments croisés (*Hhi*) et, surtout, du côté latéral, se disposent longitudinalement pour se mettre dans l'alignement du segment antérieur; celui-ci, couvrant la face ventro-latérale de l'hyoïde, se termine antérieurement dans la lame fibreuse du plancher buccal, sous la langue.

Observé chez un petit exemplaire immobilisé dans le sable de façon que la tête émerge librement dans l'eau, donc dans des conditions de repos,

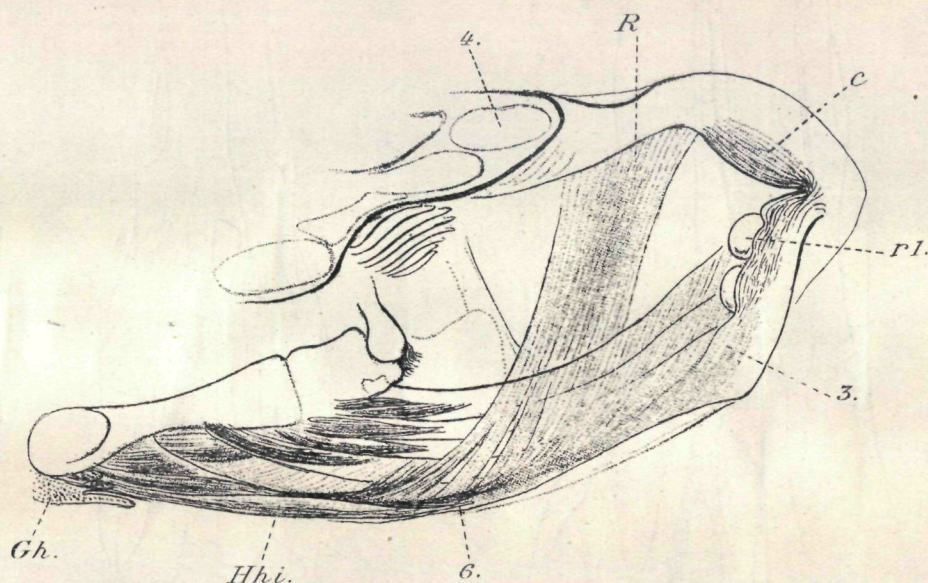


FIG. 32. — *Ammodytes lanceolatus*. Opercule droit, du côté interne.

Gh., m. geniohyoideus;

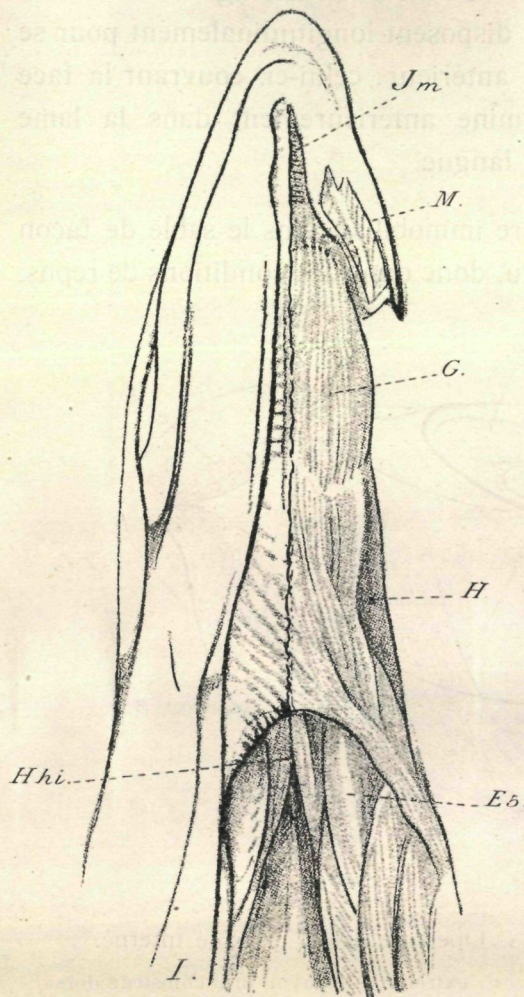
Hhi., m. hyohyoideus inferior droit;

R., m. releveur du rayon branchiostège 1, s'insérant sur la crête interne de l'operculaire;

r1., extrémité du rayon branchiostège dorsal;

3., 6., troisième et sixième rayons branchiostèges.

le rythme se révèle rapide, 110-120 mouvements par minute. La mandibule reste immobile, ou à peu près; la valvule buccale, portée par la mâchoire inférieure, ferme l'orifice à l'expiration. Les joues et les volets operculaires, en abduction modérée, restent immobiles; tout au plus le volet s'écarte-t-il un peu à l'expiration, sous la poussée de l'eau expulsée. L'hyoïde, entraînant le plancher buccal, oscille modérément, et c'est l'appareil branchiostège presque seul qui, de même que chez *Trachinus*,

FIG. 33. — *Ammodytes lanceolatus*.

Vue ventrale de la tête, après enlèvement de la mandibule gauche; membranes branchiostèges anormalement écartées.

E5., m. extenseur proximal du r. branchiostège ventral;

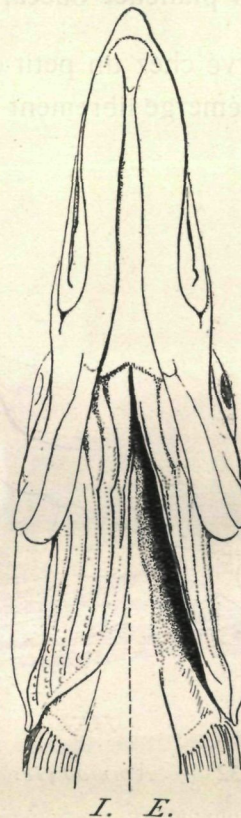
G., m. geniohyoïdeus;

H., hyoïde;

Hhi., muscles hyohyoïdiens inférieurs croisés;

Im., m. intermaxillaire;

M. mandibule.

FIG. 34. — *Ammodytes lanceolatus*.

Vue ventrale, diagrammatique, montrant à gauche la phase inspiratoire et à droite la phase expiratoire.

assure la production du courant respiratoire. Il en est de même dans les cas de dyspnée, comme j'ai pu le constater sur des échantillons de grande taille, pêchés à la senne à Pempoull (Roscoff). La bouche restait ouverte; la mandibule bougeait à peine; joue et opercule restaient à peu près immobiles; mais l'appareil branchiostège effectuait des mouvements d'une excursion anormale: à l'inspiration, un abaissement exagéré des rayons branchiostèges amenait en contact, à la face ventrale, les bords médians de la frange du 6^e rayon branchiostège.

A l'expiration, l'eau est expulsée par l'écartement de la région ventrale de la membrane branchiostège (fig. 34 à droite); mais le rayon inférieur n'accomplit par la trajectoire annulaire décrite chez *Trachinus*, et la membrane, chez cette forme-ci, ne se replie pas en U par la prédominance de la flexion des deux rayons inférieurs.

Chez le poisson nageant, il me paraît extrêmement difficile d'observer convenablement les mouvements respiratoires. On peut, il est vrai, aisément maintenir de petites Equilles dans des cristallisoirs, et les y voir frétiller sur place, du même mouvement vif, le museau appuyé sur la paroi de verre; mais je ne suis point parvenu à constater avec certitude, chez ces petits poissons dont la tête est agitée d'oscillations latérales rapides, ce que deviennent les manœuvres de l'opercule et surtout de l'appareil branchiostège. Quelquefois il m'a paru qu'elles cessaient: ce serait alors, dans la nage rapide, la progression même du poisson qui, la bouche restant béante, assurerait un courant respiratoire uniforme. Et je suis confirmé dans cette opinion par le fait que mes Equilles, maintenues sur place dans les conditions particulières de l'observation, ouvrent périodiquement la bouche de façon exagérée, avec protraction des intermaxillaires: cette manœuvre, témoignant d'un état de dyspnée dans les conditions, anormales, de nage sur place, concorde avec l'hypothèse qu'avec la nage rapide serait associée l'inhibition partielle des mouvements respiratoires.

*
**

Je n'ai jamais observé les petites Equilles de Wimereux cesser leurs mouvements de nage rapide, en pleine eau, pour se poser sur le fond, à la manière des poissons stationnaires: les mouvements natatoires continuent

même quand les nageoires pectorales touchent le sol de sable. Et l'Equille pique obliquement dans le sable, de la même manœuvre natatoire, servie en cela sans doute par la forme particulière de son museau, où la mâchoire inférieure proémine en coin au-devant de la supérieure. Le poisson s'enfonce donc dans le sable, grâce à des oscillations rapides de la queue; les ondulations du corps, ralenties naturellement par une résistance plus grande du milieu, continuent un certain temps dans le sable meuble. Et l'on voit le poisson progresser ainsi dans le sable, en avant ou en arrière, avec une vitesse qui surprend.

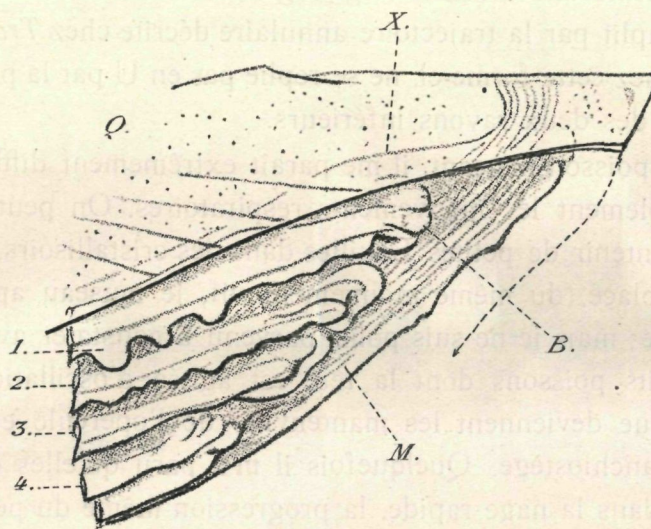


FIG. 35. — *Ammodytes lanceolatus*. Extrémité distale de la membrane branchiostège gauche, après enlèvement d'une partie de l'operculaire.

B., bourse entourant l'extrémité du premier rayon branchiostège (*);

M., membrane marginale et ses fibres musculaires;

O., operculaire (fragment);

X., pli dorsal réunissant la membrane branchiostège à l'opercule;

1., lame cutanée ventrale du premier rayon branchiostège;

2., 3., 4., deuxième, troisième et quatrième rayons branchiostèges sectionnés.

(*) Je signale ici en passant une disposition anatomique qui, à ma connaissance, n'est pas décrite encore. Chez divers poissons — je l'ai constaté chez *Gobius*, *Trachinus*, *Ammodytes*, *Motella* — le périoste, dans la région distale de divers rayons branchiostèges dorsaux, se transforme en un tissu conjonctif de consistance gélatineuse : la tige osseuse se trouve de la sorte entourée d'une gaine semi-fluide, qui se renfle distalement en une poche sphérique ou ovoïde, assez spacieuse. Il semble que ce soit un dispositif facilitant la déformation du bord valvulaire de la membrane branchiostège autour d'une pointe rigide, laquelle reste d'ailleurs assez irrégulière de forme et rugueuse.

Dès que le poisson est immobile, des projections verticales de grains de sable traduisent à l'extérieur une série de manœuvres expiratoires inversées, dont les rejets s'espacent sur une distance d'un centimètre environ: le poisson s'est ménagé de la sorte devant la bouche un espace où le sable, ainsi soulevé, est moins dense; puis s'établit, au-dessus et en arrière des orifices expiratoires ordinaires, quand le poisson n'est ensablé qu'à une profondeur d'un centimètre, une zone circulaire d'un demi-centimètre de diamètre, bordée d'un anneau saillant, où les grains dansent verticalement, de manière rythmique, sous l'action du double courant d'expiration.

Le rythme respiratoire est alors d'environ 110 mouvements à

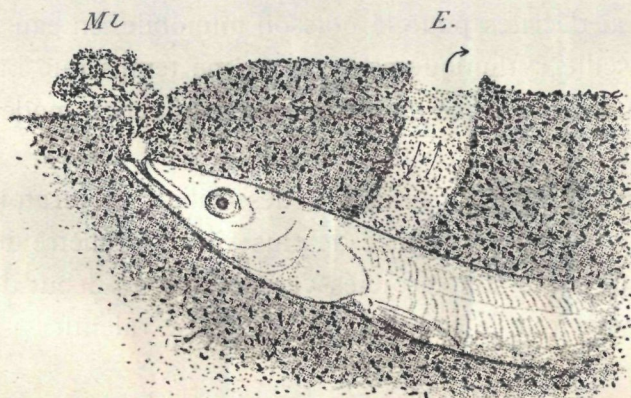


FIG. 36. — *Ammodytes lanceolatus*. Equille enfoncée dans le sable, contre la paroi verticale de l'aquarium (grossie).

Mi., Amas spongieux de sable, dans le cône d'inspiration; E., cheminée d'expiration.

la minute; il peut descendre à 80. Il subit d'ailleurs des variations subites et fréquentes; car le moindre choc du récipient, ou un mouvement de l'eau superficielle suffisent pour arrêter, immédiatement et temporairement, les oscillations respiratoires.

Des cas heureux, où l'Equille s'ensable tout contre la paroi transparente du récipient, livrent une coupe verticale de dispositions curieuses (fig. 36). Dans les premiers temps de l'enfouissement, on constate, au-devant de la tête en position oblique, qu'une esquisse de canal sinueux conduit l'eau à la bouche entr'ouverte: quelques grains de sable y dansent,

en avant et en arrière, synchroniquement avec les mouvements de la valvule buccale. Souvent un grain de sable pénètre dans la cavité buccale; mais cette intrusion ne provoque pas de reflux d'expulsion immédiate. Il ne survient de manœuvre d'expulsion violente, déterminée par le relèvement du plancher buccal et surtout par l'adduction du système des opercules, qu'après accumulation dans la cavité buccale de multiples grains de sable. Semblable crachement, accompagné souvent d'une légère progression en avant du poisson, qui relève, le museau, produit devant la bouche un petit monticule lâche et friable (*Mi*), et ménage un peu en arrière un réseau de lacunes qui maintiennent une communication avec l'eau libre.

Les manœuvres respiratoires ordinaires, intercalées entre des crachements plus ou moins répétés selon la solidité du sable, restent semblables à celles que j'ai décrites pour le poisson immobile, en eau libre: le plancher buccal oscille rythmiquement, en même temps que l'appareil branchiostège joue dans l'espace maintenu par l'abduction modérée de la joue et de l'opercule.

En arrière de la tête, au-dessus des orifices respiratoires, dont l'un est visible, s'établit une cheminée de plus d'un centimètre de hauteur (*E*), où les grains de sable sont projetés vers le haut au début de l'expiration, pour retomber dès que le courant expiratoire se ralentit.

*
**

Ammodytes, dont les relations phylétiques sont encore assez incertaines, peut se rapprocher de *Trachinus* par la structure et le jeu de l'appareil branchial. Mais à ce dernier point de vue, *Ammodytes* apparaît moins évolué vers la vie de fond.

L'Equille, quoique se capturant surtout à l'état jeune dans le sable des plages, est un poisson à natation rapide; on me dit à la Station zoologique de Roscoff qu'on le pêche près de la surface, au-dessus de fonds de 25 à 30 mètres. D'ailleurs, la forme du corps et des nageoires, le développement des lames branchiales, le rythme rapide des mouvements respiratoires correspondent à ceux de poissons à nage rapide et constante; l'allure de celle-ci, ponctuée de bâillements quand la progression est arrêtée, corrobore pour moi cette manière de voir.

Et s'il en est ainsi, l'Equille constitue parmi les poissons que j'ai eu l'occasion d'observer une exception curieuse. D'une part, il présenterait de façon exceptionnelle un appareil branchiostège très développé; et c'est l'existence de celui-ci, associée à l'extension ventrale des opercules (comme chez *Trachinus*), facilitant le jeu de cet appareil dans un espace libre (obtenu par demi-abduction), qui permettrait une respiration rapide dans le sable.

D'autre part, le poisson ferait exception parmi les autres formes qui s'enfouissent, et qui sont toutes des formes stationnaires, de fond.

CHAPITRE XI

Groupe des Blenniiformes.

1. *Blennius pholis* L.

La physionomie si particulière des Blennies est due pour beaucoup à la brièveté des mâchoires et au développement formidable de leurs muscles moteurs: faits en relation avec la présence de dents tranchantes et la manière dont ces poissons voraces peuvent brouter des balanes ou arracher des lambeaux à de grosses proies.

Le *m. adductor mandibulae*, comme Dietz le décrit longuement chez *Blennius ocellatus* ⁽¹⁾, envahit dorsalement la région postorbitaire du crâne au point d'atteindre presque le plan médian: cette extension se voit sur la figure ci-contre (fig. 37), où, pour dégager le *m. levator arcus palatini*, je n'en ai représenté que la portion superficielle de A_3 ⁽²⁾.

Le *m. geniohyoideus* (fig. 36), qui, en tant que protracteur de l'hyoïde, peut intervenir dans l'expiration et joue un rôle surtout dans

⁽¹⁾ P. A. DIETZ, Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier (*Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, Bd 22, 1914-21, pp. 146-150).

⁽²⁾ Je remarquerai incidemment que ce muscle ne présente pas chez *Blennius pholis* la structure massive et la surface lisse que donne le schéma de Dietz pour *B. ocellatus* (fig. 35, p. 147): A_1 et A_2 , non représentés sur ma figure, ont l'aspect penné que Dietz donne à *Pholis gunellus* (fig. 32, p. 144).

la déglutition, est aussi très développé; il s'attache postérieurement, en même temps qu'à l'hyoïde, à la base des quatre rayons branchiostèges ventraux, dont les insertions sont un peu en retrait sur celles des deux autres (1). Les m. sterno-hyoïdiens (fig. 39), rétracteurs de l'hyoïde, qui

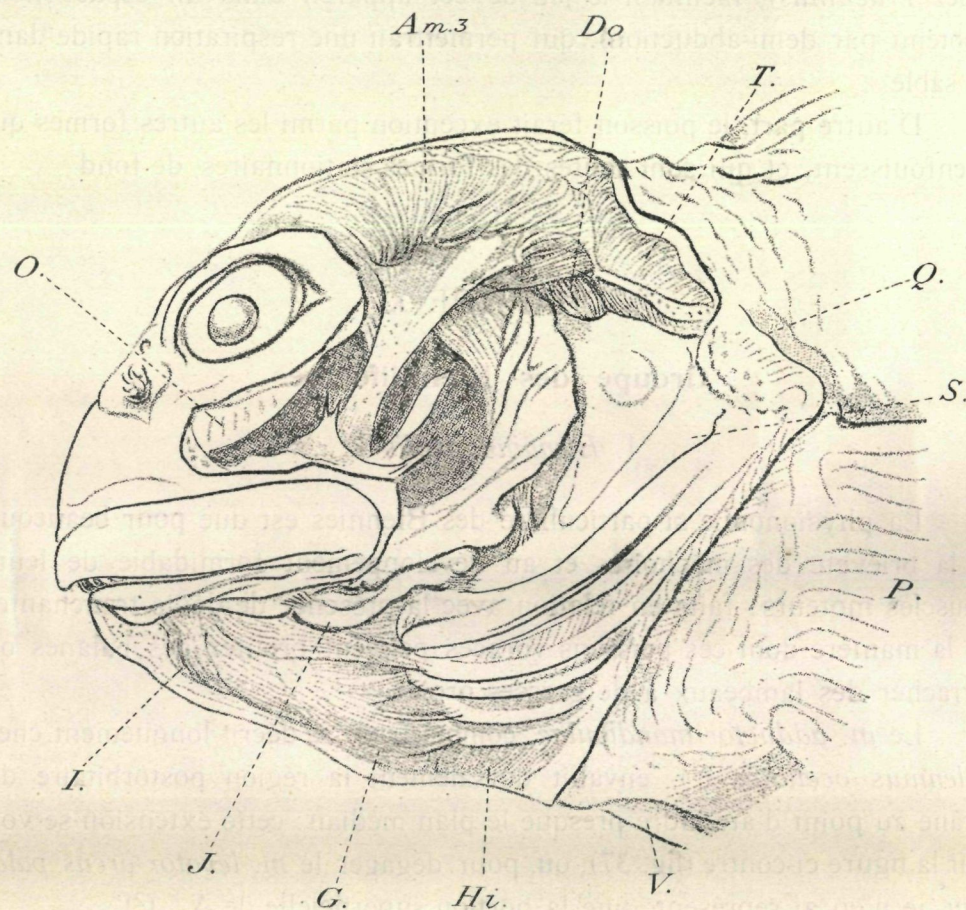


FIG. 37. — *Blennius pholis*. Tête de profil, après enlèvement de la peau et de la majeure partie du m. adductor mandibulae.

Am. 3., partie superficielle de la troisième portion du m. adductor mandibulae;

Do., m. dilatator operculi;

G., m. genio-hyoideus;

Hi., m. hyohyoideus inferior;

I., m. intermandibularis;

J. interoperculaire;

O., plaque sous-orbitaire;

P., nageoire pectorale;

Q., orifice expiratoire;

S., suboperculaire;

T., m. trapezius;

V., nageoire ventrale.

(1) Voir aussi la fig. 40, p. 142, dans DIETZ.

peuvent jouer un rôle sérieux dans la manœuvre inspiratoire et surtout dans la déglutition, sont courts et de section considérable.

Avec cela, l'appareil operculaire se trouve réduit (fig. 37) : l'operculaire est relativement petit; son muscle dilatateur, spécialement, est de

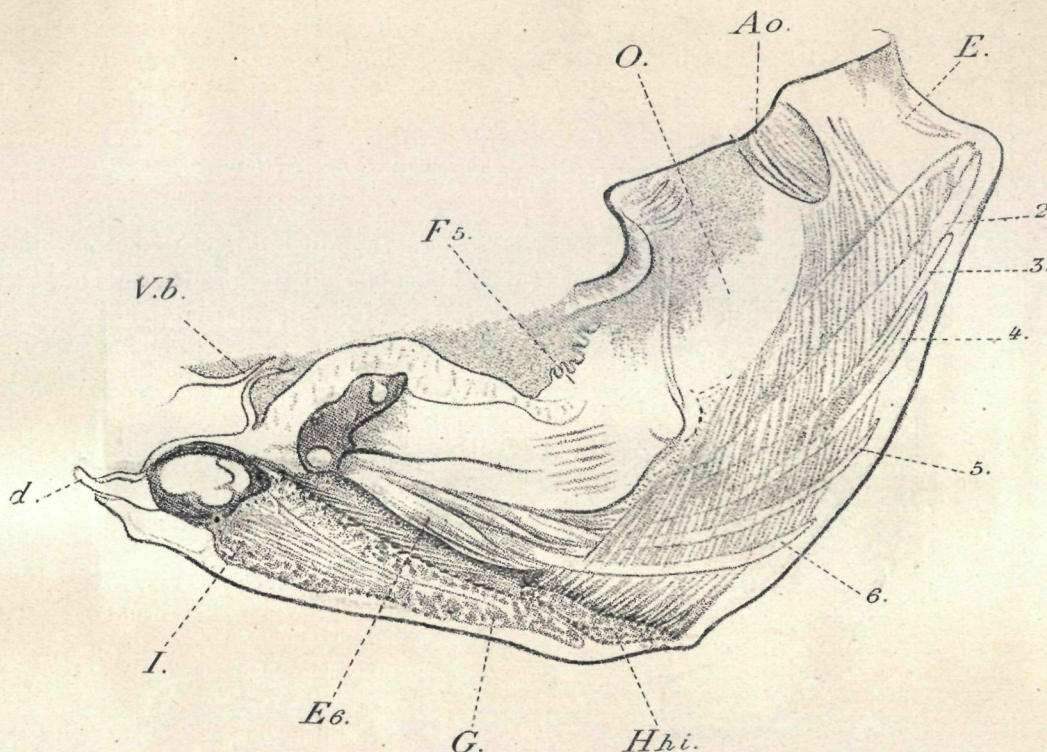


FIG. 38. — *Blennius pholis*. Coupe sagittale avec volet operculaire.

Ao., m. adductor operculi;
E., orifice expiratoire;
E₆., m. extenseur proximal de R₆;
d., dent mandibulaire;
F₅., cinquième fente branchiale;
G., m. geniohyoideus;

Hhi., m. hyohyoideus inferior;
I., m. intermandibularis;
O., operculaire;
Vb., valvule buccale;
2., 3., 4., 5., 6., rayons branchiostèges.

section secondaire; la plaque suboperculaire est solidaire de la pièce dorsale, qu'elle double en biseau. L'appareil branchiostège, limité ventralement par l'avancée des nageoires ventrales, est court, développé davantage en hauteur; de ses six rayons, ce sont les deux dorsaux qui

atteignent une longueur ordinaire et une rigidité spéciale. Le *m. hyohyoideus inferior* est large et court; le *m. hyohyoideus superior* forme une nappe continue doublant les rayons branchiostèges; un ensemble triangulaire de petits faisceaux, servant de releveur du rayon dorsal, va s'insérer sur l'operculaire au delà de l'attache du *m. adductor operculi*.

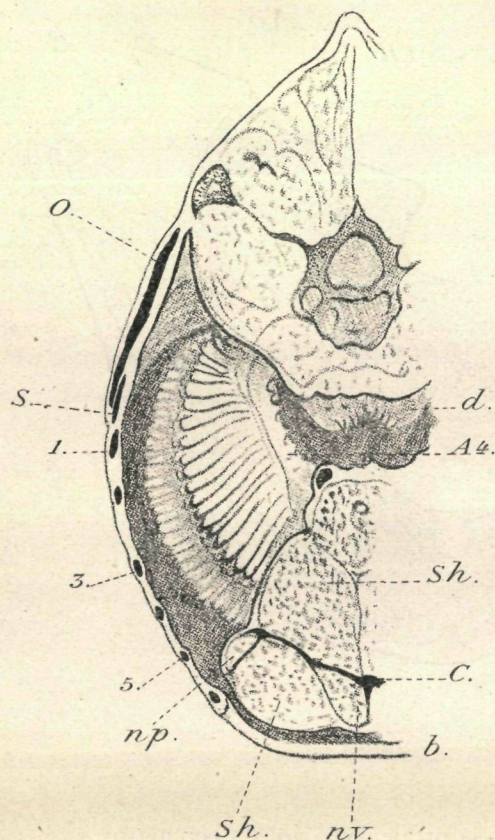


FIG. 39. — *Blennius pholis*.

Coupe transversale de la tête, au niveau du bord postérieur (b) de la membrane branchiostège (vue de derrière).

- d., dents épipharyngiennes;
- A₄., quatrième arc branchial;
- C., ceinture scapulaire;
- np., muscle du système de la nageoire pectorale;
- nv., muscle du système de la nageoire ventrale;
- O., operculaire;
- S., suboperculaire;
- Sh., m. sternohyoïdiens;
- 1., 3., 5., rayons branchiostèges.

La Blennie, calée sur sa nageoire anale ainsi que sur ses pectorales étalées ou sur ses ventrales plus ou moins dressées, respire sur un rythme fort variable, de 160 à 95 mouvements par minute ordinairement, et la moindre excitation optique suffit pour ralentir ou arrêter ces mouvements respiratoires. L'amplitude en est aussi variable: les excursions des joues, les phénomènes les plus faciles à observer, changent constamment de grandeur et commencent à des positions d'adduction très diverses, pour atteindre des écarts inspiratoires très variés.

Lors des mouvements inspiratoires relativement amples, on voit la région de la pointe hyoïdienne s'abaisser un peu, les rayons branchiostèges, surtout les supérieurs, pivoter dans la direction ventrale, déplaçant d'une faible quantité le bord de la membrane branchiostège dans la région caudale. En général, ces déplacements sont peu importants : c'est le jeu de l'appareil latéral qui est le facteur le plus efficace de la circulation de l'eau respiratoire.

L'eau sort par une valvule dorsale ; ce n'est que dans des cas exceptionnels que le bord de la membrane branchiostège se décolle de la peau sous-jacente, à l'expiration forcée.

La fente buccale reste béante, avec immobilité de la mandibule. Quelquefois, on voit celle-ci *s'abaisser à l'expiration*, en raison d'une traction exercée par le muscle génio-hyoïdien, qui soulève l'hyoïde, pour se relever d'autant à l'inspiration. Ce n'est que lors d'une manœuvre inspiratoire très ample que la mandibule s'abaisse à l'inspiration, comme c'est la règle chez la plupart des autres Téléostéens.

On observe chez les Blennies des mouvements accessoires : il arrive, quand l'eau du récipient devient peu aérée, qu'il se produit des manœuvres des nageoires pectorales, favorisant le renouvellement de l'eau : les moitiés dorsales de ces nageoires battent, alternativement, vers l'arrière, à chaque phase expiratrice.

En raison du raccourcissement des mâchoires et de la tête, du développement des muscles servant à happer et à déglutir des proies, de la position antérieure des nageoires ventrales, les Blennies constituent un type particulier parmi les poissons de fond, où le battant operculaire et l'appareil branchiostège subissent une réduction appréciable de longueur et où le jeu vertical des rayons branchiostèges est notablement moins important que chez les autres formes, au point que, dans la ventilation des chambres branchiales, ce sont les mouvements latéraux qui jouent le rôle principal.

Malgré cette disposition exceptionnelle, il se rencontre chez les Blennies un caractère général aux formes de fond : une capacité spacieuse des chambres branchiales (fig. 39) et une expulsion expiratoire retardée, par un orifice dorsal.

*
* *

Je n'ai jamais vu un *Blennius pholis*, tranquille ou pourchassé, s'enfouir dans le sable d'un aquarium, et ce poisson n'est sûrement pas de ceux qui se cachent dans le sable d'une plage.

Néanmoins, un sujet en aquarium, dont le rythme respiratoire se modifie à chaque excitation visuelle, qui s'agite et s'enfuit éperdument dès qu'on approche un objet d'un certain volume, perd ces allures craintives dès qu'on est parvenu, avec quelque précaution, à recouvrir de sable ses nageoires pectorales. Dès lors, on peut entourer son corps de sable et le recouvrir à peu près complètement, sans y mettre beaucoup de formes: la seule réaction qu'il présente sont les mouvements des yeux, qui suivent attentivement les déplacements de la main.

Recouverte de sable à part les yeux, la Blennie commence, par des crachements appropriés qui expulsent le sable gênant, à assurer l'accès de l'eau à sa bouche. Les mouvements respiratoires, d'environ 2/3 de seconde de durée, se marquent à l'extérieur par le déplacement du sable dû au jeu latéral des opercules, et par le soulèvement rythmique des grains au-dessus des deux orifices expiratoires. Les mouvements présentent un rythme particulier, qui paraît trahir la gêne apportée aux manœuvres inspiratoires, réalisées surtout par le jeu latéral des joues et opercules: ce rythme se caractérise par des séries de 4 à 10 mouvements, souvent d'amplitudes croissantes puis décroissantes, interrompues par des pauses relativement longues, d'une dizaine de secondes.

Mais le poisson ne supporte pas longtemps cette contrainte: il se dégage après dix ou quinze minutes, pour reprendre des mouvements respiratoires plus amples que la normale, au rythme de 150 par minute, indiquant un état dyspnéique.

2. *Centronotus gunnellus* L.

La figure 40 montre, autant qu'il est nécessaire, la structure de l'appareil branchial, surtout en ce qu'elle diffère de la forme décrite précédemment.

Le mode respiratoire est analogue à celui de *Blennius*, avec quelques différences secondaires cependant. A l'inspiration, la mandibule

s'abaisse pour ouvrir notablement la fente buccale; l'appareil branchios-
tège a un jeu plus prononcé: les rayons branchiostèges supérieurs se
séparent davantage, dans le sens ventral, de l'opercule qui les entraîne
dans son mouvement d'abduction; en même temps s'observe un soulève-
ment de la région médiale ventrale de la membrane, dont le bord glisse
dans la direction rostrale; la valvule de l'orifice expiratoire est aspirée

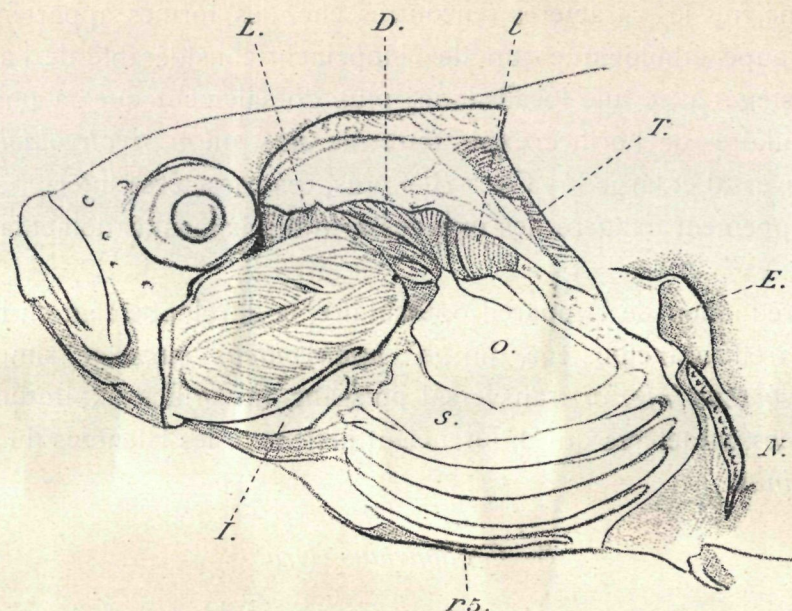


FIG. 40. — *Centronotus gunnellus*.

Tête de profil, après enlèvement partiel de la peau
et dissection des muscles.

- | | |
|--------------------------------|--|
| D., m. dilatator operculi; | N., nageoire pectorale sectionnée; |
| E., orifice expiratoire; | O., operculaire; |
| I., interoperculaire; | r ₅ ., cinquième rayon branchiostège; |
| L., m. levator arcus palatini; | s., suboperculaire; |
| l., m. levator operculi; | T., m. trapezius. |

contre la peau de la ceinture scapulaire, de même que la marge située
plus ventralement que la pointe du suboperculaire, en face des deux
rayons supérieurs (1). — De plus se remarquent facilement, chez ce

(1) Cette même région molle se soulève à l'expiration, dans les mouvements
amples, de façon à élargir l'orifice du courant de sortie.

poisson maniable, qu'on peut examiner de profil, sous un grossissement convenable, le relèvement du museau, sous la contraction du *m. trapezius*, et le recul des nageoires pectorales et ventrales, sous l'action de la musculature abdominale.

**

Blennius et *Centronotus*, poissons vivant sur le fond, présentent encore une fois les caractères rencontrés chez les formes appartenant au même groupe éthologique: un développement considérable de l'appareil branchiostège, avec une localisation, plus dorsalement que la pointe du suboperculaire, de l'orifice expiratoire; de plus, un *m. hyohyoideus inferior* transversal et large. — Chez *Blennius*, ces caractères interfèrent avec le développement exagéré des organes assurant la mastication et la déglutition.

La réduction de l'appareil operculaire, le développement en hauteur de l'appareil branchiostège, un *m. hyohyoideus superior* simple, un *m. hyohyoideus inferior* transversal puissant, un orifice expiratoire dorsal sont des caractères qui différencient nettement les Blennies du groupe de *Trachinus*.

3. *Callionymus lyra*.

Le Callionyme, dont est si caractéristique le facies de la tête, dû à l'élargissement de la région branchiale associé à l'étroitesse relative d'une bouche aux lèvres protractiles, appartient, comme *Cottus*, dont la bouche est largement fendue, au type respiratoire des formes se tenant sur le fond.

L'élargissement transversal de la région branchiale donne au préoperculaire osseux, terminé vers l'arrière par des pointes coniques, une allure horizontale; mais cette pièce reste articulée à la saillie cranienne par un ligament large, en forme de trapèze. Le déplacement vers la face dorsale de l'orifice expiratoire entraîne, en même temps que la réduction de l'operculaire, une dilatation verticale du suboperculaire qui fournit le cadre des valvules; ce suboperculaire, tout en prenant ainsi la forme d'une calotte osseuse large et mince, présente dans le sens rostral un long prolongement plat, de façon à rejoindre un interoperculaire de longueur

médiocre. Six rayons branchiostèges, dont les supérieurs sont longs et courbes, et dont le troisième forme la ligne saillante ventrale de la poche branchiostège (fig. 41).

O. Holmqvist et A. Dietz ont déjà décrit la musculature de la mandibule et de l'appareil branchial. Holmqvist ⁽¹⁾ a signalé la réduction de la musculature constrictrice ventrale, dont le schéma présente une allure

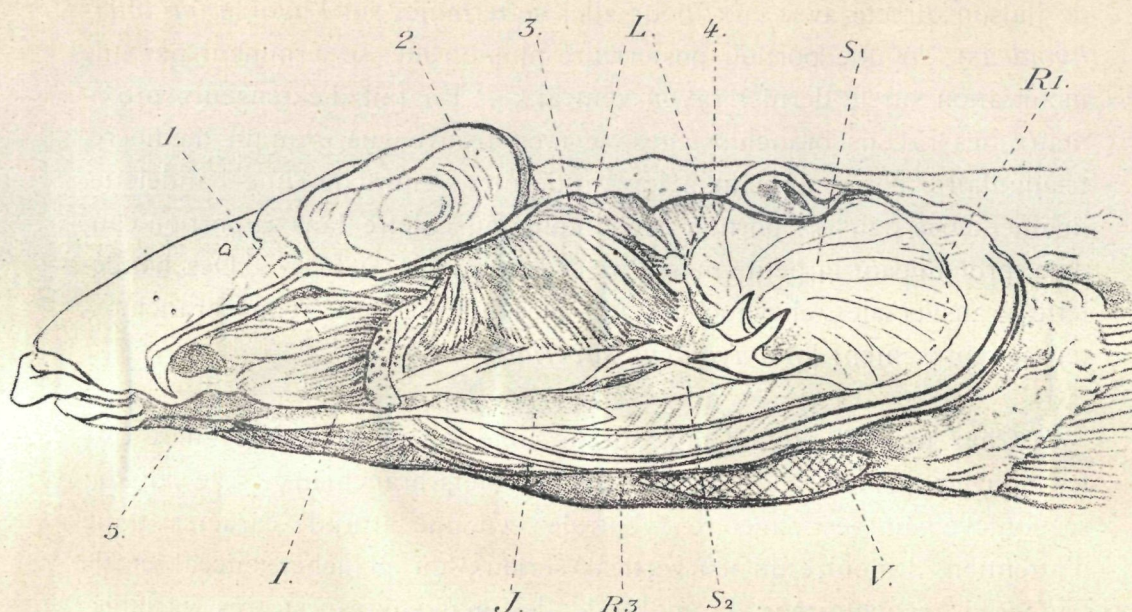


FIG. 41. — *Callionymus lyra*.

Tête de profil, après enlèvement de la peau.

- | | |
|--|--|
| I., J., interoperculaire; | V., section de la base de la nageoire ventrale; |
| L., limites du ligament superficiel reliant le préoperculaire au crâne; | 1., m. adductor mandibulae; |
| R ₁ ., R ₃ ., premier et troisième rayons branchiostèges; | 2., m. levator arcus palatini; |
| S ₁ ., portion principale du suboperculaire, encadrant l'orifice expiratoire; | 3., m. dilatator operculi; |
| S ₂ , prolongement antéro-ventral du suboperculaire; | 4., m. adductor operculi; |
| | 5., portion antérieure du m. intermandibularis (m'). |

très primitive, par la dissociation du *m. geniohyoideus*; il attribue ce caractère à une régression secondaire, dont il attribue l'origine à l'absence

⁽¹⁾ *Loco citato*, 1911; p. 61.

de protraction de l'hyoïde. — A. Dietz ⁽¹⁾ fournit des renseignements circonstanciés sur l'organisation de la musculature de la mandibule et de l'appareil branchial. — J'y ajouterai quelques détails, qu'on peut lire sur la fig. 42, qui n'ont pas été relevés.

Le *m. hyohyoideus inferior* (*Jh*), déjà signalé par les auteurs précédents, comprend de chaque côté: *a*) une bande antérieure partant de la ligne médiane et passant sous les rayons branchiostèges sans contracter de liaison directe avec eux, pour aller se terminer sur l'hyoïde (*m. interhyoideus*); *b*) une portion postérieure plus étroite, se terminant par une incurvation sur le dernier rayon ventral. — En fait d'extenseurs proximaux des rayons branchiostèges, je n'en trouve guère qu'un médiocre, triangulaire, correspondant à l'avant-dernier ventral, et une bandelette, ligamenteuse dans sa portion céphalique, musculaire dans sa portion caudale, prolongeant la petite masse précédente de R^5 à R^4 . — Des bandelettes transversales, chevauchant à la face interne des rayons branchiostèges, représentent l'*hyohyoideus superior*.

Chez un *Callionymus* tapi sur le sable, on ne remarque guère que les mouvements latéraux des faces et des volets branchiaux; si le poisson se soulève sur ses nageoires ventrales, en une attitude caractéristique d'attention, il montre un jeu vertical sérieux du plancher buccal et de l'appareil branchiostège. L'amplitude des manœuvres est très variable, selon que le poisson reste immobile ou se met à nager: dans ce dernier cas, l'inspiration, souvent raccourcie, se trouve diminuée de moitié en amplitude. Le jet expiratoire vertical déforme le niveau de l'eau à sept centimètres de hauteur. Ordinairement, le rythme respiratoire est de l'ordre de 40 à 50 mouvements par minute.

Chez un individu femelle de 15 centimètres de longueur, par exemple, au rythme de 38, on observe les manœuvres suivantes: la bouche se ferme à peu près à chaque expiration; à la phase inspiratoire, qui est allongée avec une tendance au diphasisme, se produit un abaissement sérieux de la mâchoire inférieure, avec protraction des lèvres. Comme on le constate aisément en considérant l'angle que fait le suboperculaire avec

⁽¹⁾ *Loco citato*, 1914; pp. 150, 152, 157.

l'éperon du préoperculaire, le volet reste, au départ, en arrière sur la joue, et la rejoint à la fin de la phase d'abduction; à l'expiration, phénomène inverse, en ce sens que les deux pièces commencent ensemble leur mouvement d'adduction, mais que l'adduction du volet se continue après le repos du préoperculaire. — Face et opercule, en raison de leur position

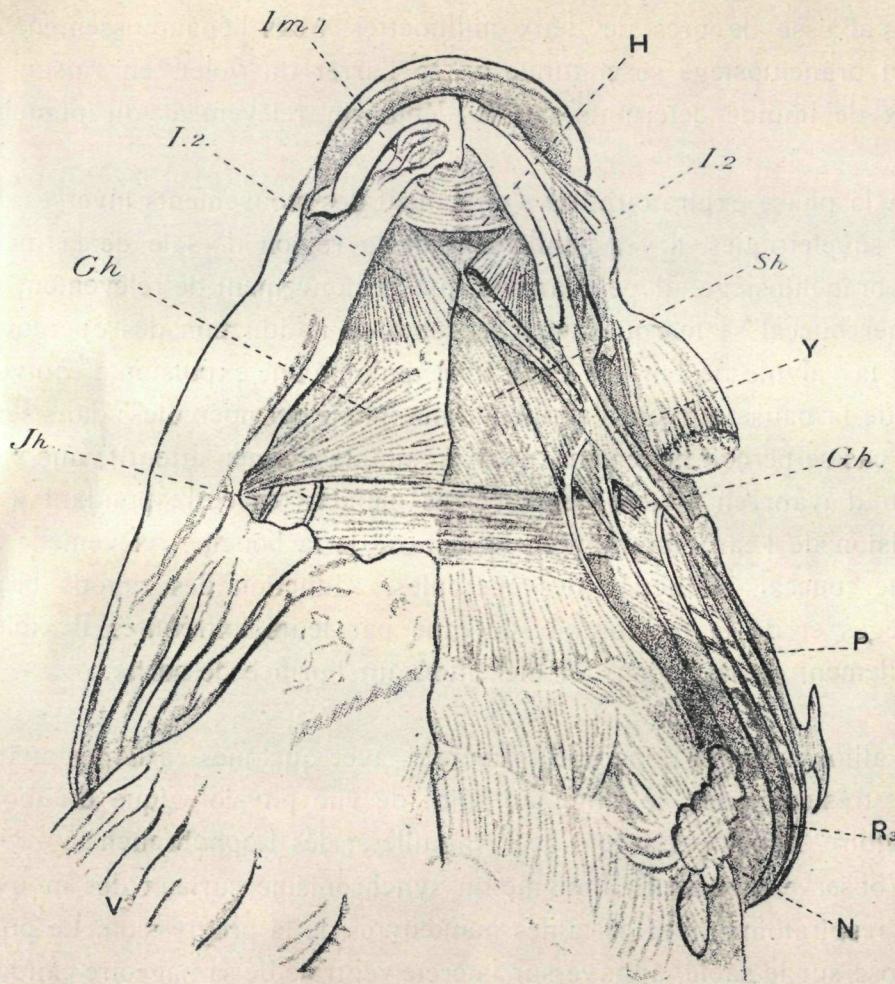


FIG. 42. — *Callionymus lyra*. Musculature ventrale de la tête, vue ventrale.

- | | |
|---|--|
| <i>Gh.</i> , m. geniohyoideus (protractorhyoidei); | <i>N.</i> , section des bases des nageoires; |
| <i>Jh.</i> , m. hyohyoideus; | <i>P.</i> , préoperculaire; |
| <i>Im.</i> , <i>1.</i> , partie antérieure du m. intermandibularis; | <i>R3</i> , troisième rayon branchiostège; |
| <i>I. 2.</i> , partie postérieure du m. intermandibularis; | <i>H.</i> , pointe antérieure de l'hyoïde; |
| | <i>Y.</i> , interoperculaire. |

très oblique, s'élèvent notablement dans leur mouvement d'abduction, de sorte que leur rotation agrandit les cavités respiratoires et dans le sens latéral et dans le sens vertical. — L'extension de l'appareil branchiostège est aussi considérable: le rayon supérieur (R^1), entraîné par le déplacement du suboperculaire, dont il ne se sépare que très peu, se trouve soulevé d'environ un demi-millimètre, tandis que le rayon le plus ventral (R_3) s'abaisse de près de deux millimètres. Mais l'épanouissement du soufflet branchiostège se continue après l'arrêt du volet, en raison de l'afflux de liquide déterminé par le début du relèvement du plancher buccal.

A la phase expiratoire, où s'effectuent des mouvements inverses des pièces squelettiques, il y a gonflement de la région dorsale de la membrane branchiostège. Il peut arriver que le mouvement de relèvement du plancher buccal se marque avant le début de l'adduction des opercules, et que la valvule de l'orifice expiratoire indique une expulsion d'eau vers la fin de la pause qui suit l'abduction maximale des opercules: dans semblable cas se perçoit nettement, pour un simple examen attentif, une succession d'avant en arrière des diverses manœuvres correspondant à la propulsion de l'eau respiratoire: fermeture de la bouche, relèvement du plancher buccal, adduction des opercules, adduction des rayons branchiostèges et de la membrane soutenue par leurs extrémités flexibles, dégonflement de la région dorsale entourant l'orifice de sortie.

Callionymus est donc une forme qui, avec quelques variantes anatomiques très curieuses, se range, au point de vue physiologique du mode respiratoire, nettement à côté de l'Anguille et des Lophobranches.

J'observe chez un Callionyme un synchronisme curieux des mouvements respiratoires avec certaines manœuvres de la progression. Le poisson, posé sur le sable, appuyé sur la crête ventrale de sa nageoire caudale et sur les bords des deux ventrales, peut se déplacer par saccades répétées, progressant chaque fois du dixième ou du quart de sa longueur. Ce sont les nageoires pectorales qui sont les agents de cette progression; dirigées vers l'arrière, elles godillent d'un mouvement plus ou moins précipité: ce sont les rayons ventraux qui ont les ondulations les plus amples, leur adduction trouvant place sur les flancs de l'animal et leur abduction,

en cas de grand mouvement, sous le toit des ventrales. Celles-ci, au départ de la saccade, peuvent y contribuer par un petit mouvement d'adduction actif. La longue queue sert alors de gouvernail. Les dorsales sont rabattues en arrière ⁽¹⁾.

Or, au cours de cette progression en avant, avec le départ, à la saccade, coïncide toujours un mouvement expiratoire; et quand deux petits départs se succèdent coup sur coup, il s'observe une manœuvre d'expiration en deux contractions successives. Il s'ensuit que les mouvements respiratoires, d'allure peu rapide généralement, avec un jeu ample des opercules, varient constamment au cours de semblable progression: un mouvement inspiratoire est plus ou moins long ou très court, selon le temps que lui laisse la contraction expiratoire qui accompagne le début de la saccade suivante. On peut en une minute compter globalement soixante manœuvres respiratoires, mais la durée de deux mouvements successifs peut différer du simple au triple.

*
* *

Callionymus peut se terrer dans le sable. Une action rapide des pectorales, équilibrée par quelques mouvements antagonistes des nageoires ventrales, qui mordent dans le substratum comme un soc de charrue, soulève un tourbillon de sable, sous lequel l'avant du poisson s'enfonce, sur place. Et en même temps deux ou trois coups de queue ensablent la partie postérieure du corps.

Le poisson s'enfonce ainsi médiocrement dans le sable, généralement en laissant visibles la bouche et les yeux; deux petits conduits instables marquent la place des siphons, et l'un ou l'autre grain de sable est projeté vers le haut par chaque jet d'expiration, tandis que la surface environnante se soulève et s'affaisse avec les mouvements des opercules.

Si l'enfouissement est plus profond, de façon à trop gêner les manœuvres respiratoires, le poisson exécute dans son milieu friable quel-

⁽¹⁾ Des déplacements en arrière peuvent s'observer, résultant d'ondulations particulières du corps, avec appuis alternatifs sur les bords antérieurs des pectorales. Des mouvements de recul peu considérables peuvent résulter de la simple flexion de la queue courbée, qui tire le corps en arrière, comme un crochet.

ques mouvements natatoires, de manière à dégager davantage sa région antérieure.

J'ai compté généralement chez le *Callionyme* enfoui 48-50 mouvements respiratoires par minute.

4. *Lepadogaster*.

La tête de *Lepadogaster* doit son aspect caractéristique et à son aplatissement dorso-ventral, qui est vraisemblablement en corrélation avec le

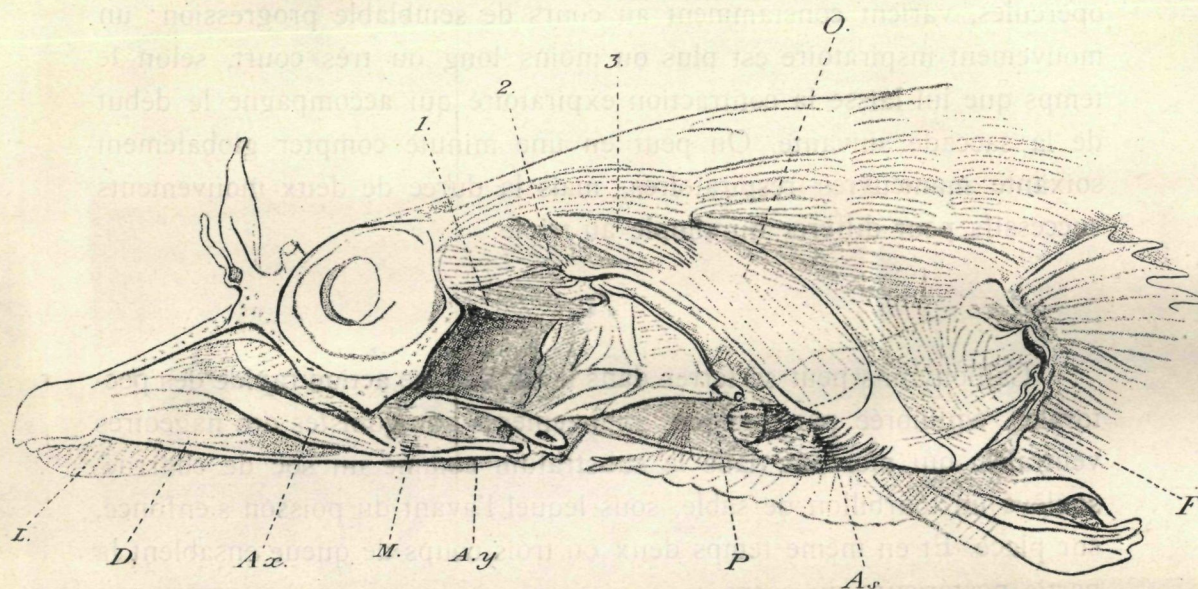


FIG. 43. — *Lepadogaster gouani*.

Appareil branchial, du côté gauche, après enlèvement de la peau, du m. adductor mandibulae et de la moitié de la ventouse antérieure.

- | | |
|---|--|
| <i>A.x.</i> , muscle adductor mandibulae; | <i>M.</i> , mandibule; |
| <i>A.y.</i> , muscle articulo-dentaire; | <i>O.</i> , operculaire; |
| <i>As.</i> , insertion d'une portion du m. adductor mandibulae sur le suboperculaire; | <i>P.</i> , préoperculaire; |
| <i>D.</i> , dentaire; | <i>1.</i> , m. levator arcus palatini; |
| <i>F.</i> , fente branchiale; | <i>2.</i> , m. dilatator operculi; |
| <i>L.</i> , repli ventral de la lèvre inférieure droite; | <i>3.</i> , m. levator operculi. |

développement des ventouses de fixation, et à l'allongement des mâchoires, dont les branches restent cependant modérément écartées l'une de l'autre, ainsi qu'au développement des muscles de ces mâchoires. Je ne décrirai

pas ceux-ci, dont l'étude sort du cadre de mon programme: je signalerai seulement l'extension de la masse des adducteurs ordinaires jusque sur le suboperculaire, et la présence d'un muscle (*Ay*, des fig. 43 et 45), le m. articulo-dentaire de Guitel (¹), correspondant à *A_w* de Vetter, dont le rôle est manifestement de fléchir le dentaire sur l'articulaire.

Dans l'appareil operculaire, il faut remarquer la disposition horizontale du m. dilatator arcus palatini, peu développé, et des muscles de l'operculaire, ainsi que l'allongement rostro-caudal du système de l'operculaire et du suboperculaire. Exceptionnellement, celui-ci n'encadre plus

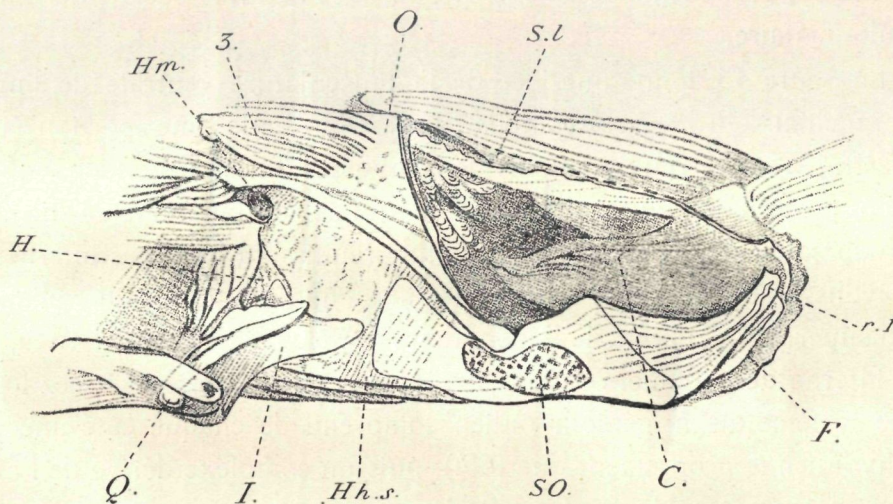


FIG. 44. — *Lepadogaster gouani*. Portion de la préparation précédente, après section partielle de l'operculaire et enlèvement de la partie dorsale de la paroi de la chambre postbranchiale.

- | | |
|---|---|
| <i>C.</i> , cleithrum; | <i>I.</i> , interoperculaire; |
| <i>F.</i> , bord de la membrane branchiostège; | <i>O.</i> , operculaire sectionné obliquement; |
| <i>H.</i> , hyoïde; | <i>Q.</i> , quadratum; |
| <i>Hh. s.</i> , m. hyohyoïdeus superior, du rayon branchiostège dorsal à la crête de l'operculaire; | <i>S.l.</i> , sinus lymphatique; |
| <i>Hm.</i> , hyomandibulaire; | <i>So.</i> , insertion musculaire (m. add. mandib.) |
| | <i>r. 1.</i> , premier rayon branchiostège; |
| | <i>3.</i> , m. dilatator operculi. |

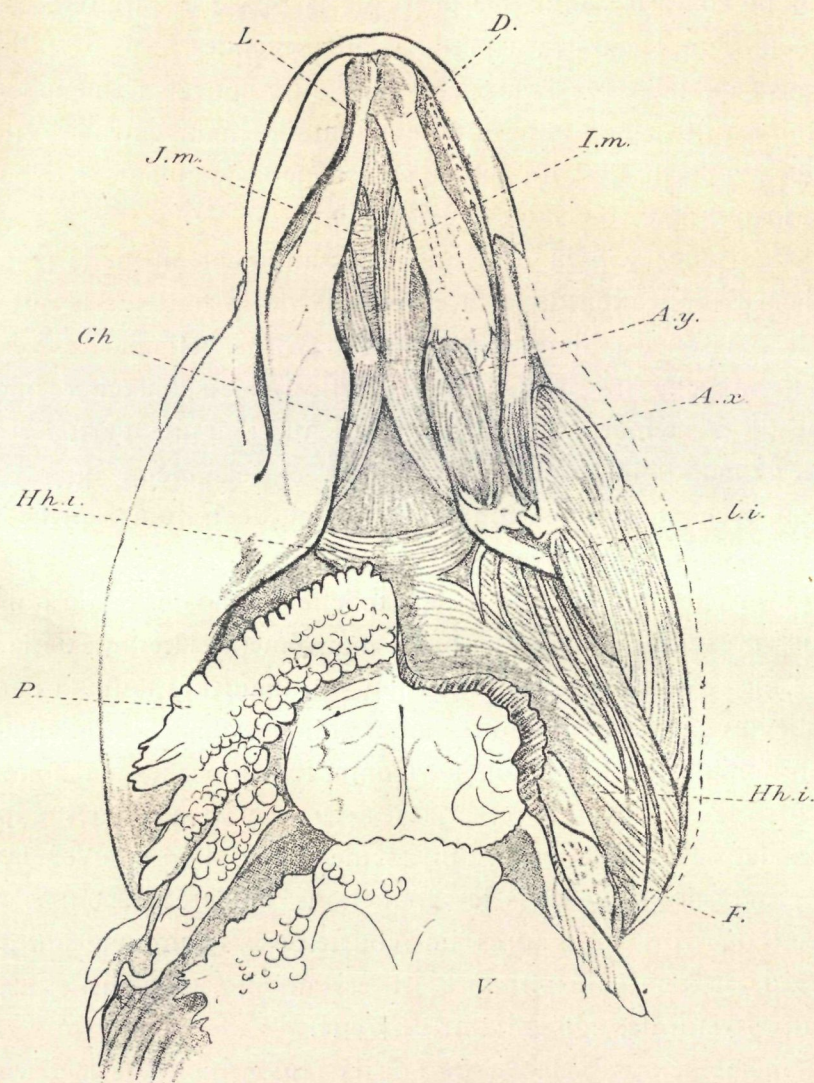
l'orifice expiratoire, terminaison dorsale d'une fente relativement peu étendue que je n'ai jamais vue servir, dans son ensemble, à l'expiration; ventralement, l'extrémité caudale du repli branchiostège est tendue par les

(¹) F. GUITEL, Recherches sur les *Lepadogasters* (*Archives de Zoologie exp. et générale*, VI, 1888).

extrémités distales des deux rayons le plus dorsaux (*r1*, fig. 44). Il se trouve ainsi, entre l'opercule et les muscles dorsaux de la ceinture scapulaire, une membrane très large, jouant encore une fois le rôle de soufflet. — Disposition exceptionnelle encore, l'interoperculaire, relativement court et entièrement recouvert par le préoperculaire (fig. 44), n'a plus aucune connexion avec le suboperculaire; il s'attache par sa face interne au cératohyal: et c'est ainsi que l'abaissement de la mâchoire (sous la traction du ligament la reliant à l'interoperculaire) ne dépend plus directement du relèvement de l'operculaire, mais de la rétraction de l'hyoïde; peut-être cette disposition va-t-elle de pair avec l'allure spéciale du muscle articulo-dentaire.

La figure 45 donne une idée de la musculature ventrale de l'appareil branchial. Un *m. hyohyoideus inferior* présente une portion antérieure transversale réunissant les deux hyoïdes (*m. interhyoideus*) et une portion postérieure, aussi transversale, qui se continue dans la direction latéro-dorsale par une nappe assez simple réunissant les faces internes de six rayons branchiostèges; elle donne aussi une bande étroite reliant le rayon supérieur à la crête de l'operculaire (*m. élévateur de R¹*). Il y a, à la base interne des premiers rayons, trois ou quatre extenseurs assez longs. — Le système du *m. génio-hyoïdien* comprend de chaque côté une portion hyoïdienne proprement dite (*Gh*), puis un complexe dérivé de l'intermandibulaire comportant trois couches superposées: profondément une bandelette longitudinale (*Im*); plus superficiellement une bande, assez large, épaisse surtout en arrière, transversale (*Jm*), et, recouvrant celle-ci, une autre bandelette longitudinale (fig. 45), qui paraît avoir échappé à F. Guitel (p. 493). Ce système est donc relativement développé.

Chez les individus fixés sur leurs ventouses, le nombre de mouvements respiratoires est ordinairement de 30 à 20 par minute; mais ce nombre peut descendre à 12, après une immobilité prolongée. Pourchassé, l'animal respire quelques instants au rythme de 40; s'il se déplace un peu, plus ou moins spontanément, la fréquence des mouvements respiratoires monte à 30 par minute, pour revenir immédiatement, sans gradation durable, à 20. Dans ces variations de rythme, c'est surtout la phase inspiratoire qui se raccourcit ou s'allonge: d'environ deux fois plus longue

FIG. 45. — *Lepadogaster gouani*.

Musculature ventrale de l'appareil branchial.

- | | |
|---|---|
| A.x., muscle adductor mandibulae; | I.m., m. intermandibularis : portion trans- |
| A.y., muscle articulo-dentaire; | versale; |
| D., dentaire; | L., rebord ventral de la lèvre inférieure |
| F., fente branchiale gauche; | droite; |
| Gh., m. genio-hyoideus; | L.i., ligament mandibulo-interoperculaire; |
| Hh.i., m. hyohyoideus inferior; | P., ventouse de la nageoire pectorale droite; |
| I.m., m. intermandibularis : portion longi- | du côté droit, le bord proéminent a |
| tudinale profonde; | été sectionné; |
| | V., ventouse des nageoires ventrales. |

que l'expiration quand le rythme correspond à 40, elle dure à peu près, pause finale comprise, huit fois plus que la phase inspiratoire quand un mouvement complet arrive à prendre cinq secondes.

Dans semblables cas, où une excitation prolongée a amené le rythme respiratoire à 40 par minute, interviennent des mouvements rythmiques des nageoires pectorales: un ou deux battements pendant le début de la phase d'inspiration.

Lepadogaster gouani présente nécessairement un mode respiratoire particulier: l'application de la face ventrale de la tête sur le substratum auquel le poisson est, dans son attitude favorite, collé par ses ventouses, gêne ou empêche les mouvements verticaux du plancher buccal ⁽¹⁾ et même de la membrane branchiostège. Aussi, d'une part, les mouvements de la mandibule sont-ils très faibles, et cela même quand la tête, un peu relevée, n'est plus appliquée sur le substratum: l'orifice buccal reste constamment entr'ouvert.

D'autre part, les variations de capacité des cavités respiratoires sont ainsi dues presque exclusivement aux mouvements latéraux de la face et des opercules. Même à l'inspiration, on voit d'ailleurs toute la paroi latérale rigide des cavités respiratoires jouer solidairement et notamment, par l'examen dorsal, tout le contour horizontal fourni par les mâchoires, leurs adducteurs, le suboperculaire, et les rayons branchiostèges supérieurs s'écarter, dans le sens latéral, d'une seule venue, d'un mouvement qui se ralentit progressivement dans les abductions modérées, pour s'allonger une, deux ou trois fois, après une courte pose, en prolongeant d'autant la durée de la phase inspiratoire: intervention, rappelons-le ici, de la musculature ventrale, agissant sur l'hyoïde.

En même temps, cela va de soi, la région molle de la paroi de la chambre branchiale s'affaisse vers l'intérieur, entraînant quelque peu la partie postérieure, flexible, de l'operculaire et du suboperculaire. En même temps aussi, la valvule de l'orifice expiratoire se creuse en s'affais-

⁽¹⁾ Les muscles de l'hyoïde, presque inactifs dans les mouvements respiratoires, jouent un rôle sérieux dans la déglutition des proies. On peut voir *Lepadogaster*, pour saisir une petite Néréis, par exemple, se soulever sur ses ventouses et ouvrir largement la gueule; la déglutition, souvent pénible, s'accompagne d'un jeu sérieux du plancher buccal et de l'hyoïde.

sant vers l'intérieur et son bord glisse dans le sens rostral; intervient aussi la contraction du faible sphincter de l'orifice: au cours et surtout au début d'une longue inspiration, on remarque une dizaine de frémissements musculaires, correspondant à des contractions élémentaires successives qui provoquent des plissements longitudinaux dans la membrane valvulaire.

Simultanément la lèvre de l'orifice se trouve attirée dans le sens ventral par l'étalement de la membrane branchiostège: celui-ci comporte, comme c'est la règle, mais avec une amplitude médiocre, une abduction faible des rayons médians, une abduction plus prononcée des rayons latéraux et un abaissement de tous, accompagnant un très léger mouvement d'abaissement et de rétraction des hyoïdes. Ce dernier devient plus perceptible dans les inspirations amplifiées accompagnant l'asphyxie par le chloréthane.

La manœuvre expiratoire comporte les déplacements inverses; mais encore faut-il signaler ici que le soufflet postbranchial prolonge sa manœuvre expiratoire bien après le moment où s'est achevée l'adduction du volet.

J'ai eu l'occasion, à Roscoff, d'observer un exemplaire de *Lepadogaster microcephalus*, qui s'est comporté un peu différemment de l'espèce précédente.

Chez le poisson fixé par ses ventouses, la partie antérieure du corps se trouve un peu soulevée comme sur un socle: la tête, ainsi dégagée du substratum, se meut assez librement, tourne de côté ou se tord autour de son axe horizontal, de façon à diriger l'un des yeux vers le haut, direction de la tête de l'observateur.

Les mouvements respiratoires, dans ces conditions, comportent des manœuvres beaucoup plus amples du plancher buccal et de l'appareil branchiostège. La mâchoire inférieure joue de façon à fermer la bouche à chaque expiration.

On observe chez le poisson fixé, et des mouvements respiratoires de durée sensiblement égale, mais qui varient considérablement d'amplitude, et, s'intercalant parmi les premiers, d'autres mouvements de faible amplitude et de durée assez exactement moitié moindre: comme si le rythme

respiratoire suivait, avec des enjambements, un rythme régulier des pulsations cardiaques. Il est des moments où, assez régulièrement, à trois grands mouvements plus longs succèdent cinq mouvements rapides; d'autres fois, les périodes comportent d'autres séries alternantes de grands mouvements et de petits mouvements. Cette variation du rythme est d'autant plus considérable que le poisson meut ses yeux, et les respirations allongées correspondent généralement aux moments où la direction des yeux reste fixe (regard d'attention). Et de temps en temps un mouvement très long, caractérisé par une inspiration extrêmement allongée, écartant au maximum les volets operculaires, pendant laquelle la bouche s'ouvre par un abaissement maximal de la mâchoire, qui met celle-ci presque verticale. En fin de compte, ordinairement, une soixantaine de mouvements par minute.

Les nageoires pectorales interviennent à peu près constamment comme mouvements accessoires: un battement pour chaque mouvement respiratoire. Quand la quantité d'eau où séjourne le poisson est relativement faible, s'ajoutent de temps en temps aux mouvements, souvent alternatifs, des nageoires pectorales, de grands balancements de la queue.

Bref, mon *L. microcephalus* se comportait, en s'agitant et se déplaçant constamment — ce que ne fait pas *L. gouani* — au point de vue de l'amplitude et de la fréquence des mouvements respiratoires, comme un sujet plus excitable.

En résumé, *Lepadogaster*, si caractéristique à certains égards par la forme de son appareil branchial, liée à la présence de ventouses ventrales, se range à côté de l'Anguille, des Lophobranches et du Callionyme par l'extension maximale de ses cavités branchiales et le développement des parties molles des parois de celles-ci.

Lepadogaster gouani, mis sur fond de sable, peut s'y fixer par ses ventouses. Il ne s'y enfonce pas spontanément; mais il supporte, quand il adhère à une surface solide, qu'on le recouvre complètement de sable. Il s'arrange alors pour se dégager la bouche et les yeux, et rester immobile pendant un temps assez long, supportant la gêne apportée ainsi à sa respiration par la charge du sable sur ses opercules et l'occlusion sérieuse de ses orifices expiratoires.

CHAPITRE XII

Groupe des Zeorhombiformes.

1. *Zeus faber* L.

La figure 46 donne de profil les pièces principales formant les parois latérales des cavités respiratoires; j'ai choisi pour cela un exemplaire avec la bouche en état de forte protraction, pour représenter un aspect moins

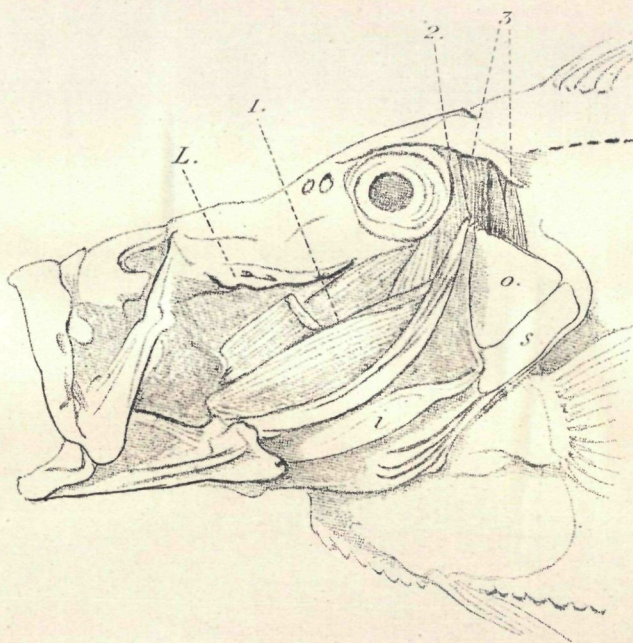


FIG. 46. — *Zeus faber*. Tête, du côté gauche.

- | | |
|-------------------------------|---|
| <i>L.</i> , os lacrymal; | <i>1.</i> , chefs du m. adductor mandibulae; |
| <i>i.</i> , interoperculaire; | <i>2.</i> , m. levator arcus palatini; |
| <i>s.</i> , suboperculaire; | <i>3.</i> , les trois muscles de l'operculaire. |

banal de la tête et une position qui dégage davantage l'interoperculaire et l'appareil hyoïdien. — Le volet branchial et l'appareil hyoïdien sont figurés d'autre part (fig. 47), vus du côté interne et du côté externe (fig. 48).

A signaler particulièrement que la membrane branchiostège, à double

courbure et à section transversale en N, est soutenue par sept rayons: la partie principale, formant la branche externe de l'N, a pour squelette les quatre premiers rayons de longueur décroissante; R⁴, dont la marge cutanée forme l'angle le plus extérieur et l'arête la plus déclive du système, est le plus large des rayons; R⁵, R⁶ et R⁷, plus ténus que les autres,

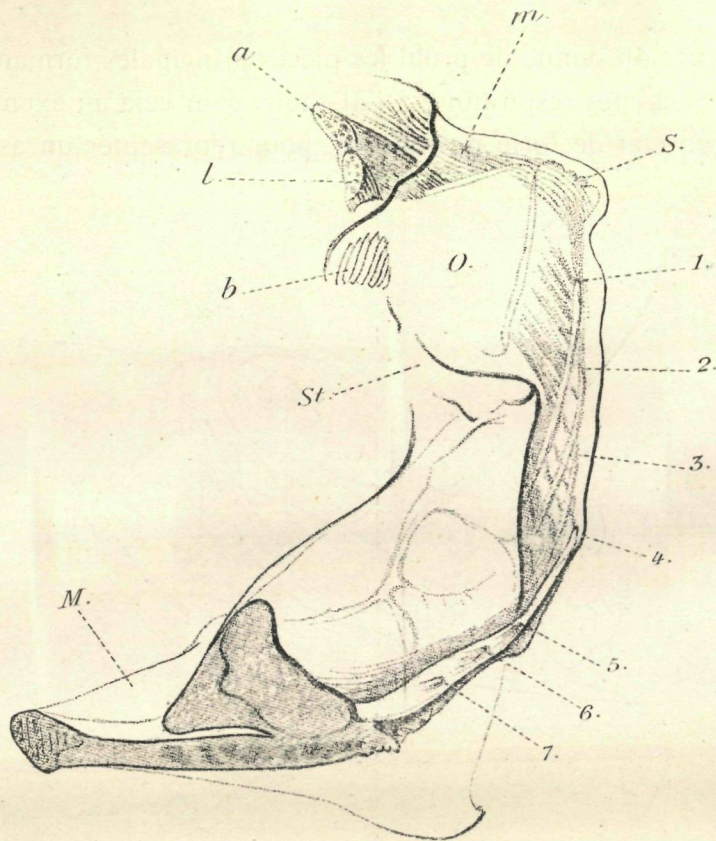


FIG. 47. — *Zeus faber*. Opercule branchial droit, vu du côté interne.

- | | |
|--------------------------|--|
| M., mandibule; | l., m. levator operculi, sectionné; |
| O., operculaire; | a., m. adductor operculi; |
| S., suboperculaire; | m., m. tenseur de la membrane operculaire; |
| St., stylohyal; | 1. à 7., les extrémités des rayons branchio- |
| b., branchie accessoire; | stèges. |

et de plus en plus courts, soutiennent le repli interne, qui glisse et s'applique sur la région claviculaire.

Cet ensemble constitue un appareil relativement peu développé, dont le jeu est fort restreint. La musculature interradiaire est représentée par

un petit nombre de faisceaux musculaires ténus. Relativement plus développé est le système marginal constricteur, qui court parallèlement au bord, depuis plus haut que l'attache dorsale de la membrane branchiostège, jusqu'aux extrémités distales des quatre premiers rayons; lors de l'inspiration, il courbe la pointe du suboperculaire et le bec de la mem-

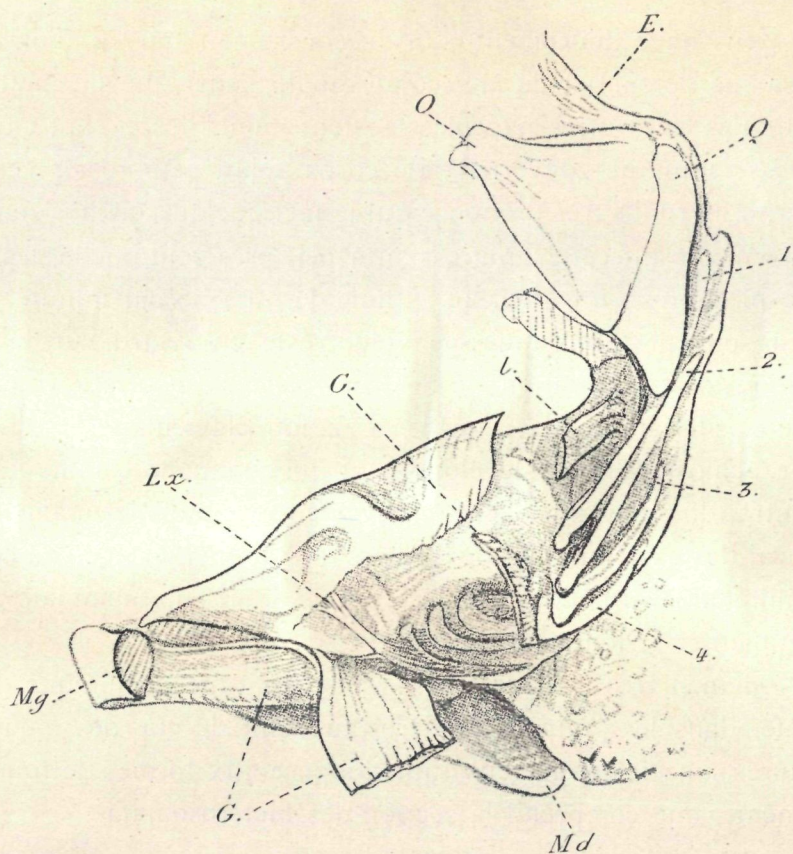


FIG. 48. — *Zeus faber*. Appareil branchiostège gauche, vu du côté externe, après enlèvement de la mandibule et de son système suspenseur.

E., orifice expiratoire;

G., m. geniohyoïdeus gauche, sectionné et partiellement rabattu;

Lx., ligament du m. hyohyoïdeus inferior;

l., ligament unissant l'hyoïde à l'interoperculaire;

Md., angle de la mandibule droite;

Mg., mandibule gauche sectionnée;

O., articulation de l'operculaire;

L., suboperculaire;

1., 2., 3., 4., les quatre rayons branchiostèges, à l'avant-plan; plus profondément, les trois autres.

brane. — Le m. *hyohyoideus inferior* (fig. 48) comporte de chaque côté une portion médiane constituée par un chef fusiforme, d'allure longitu-

dinale, partant du rayon ventral pour s'insérer en avant sur un double tendon en V, très plat, très mince, dont chaque branche est étroitement appliquée sur la face interne de l'hyoïde. La portion latérale du même *m. hhi* est représentée par de petits extenseurs basaux visibles sur les quatre rayons inférieurs, surtout sur la base du large R^4 , sous l'insertion du *m. geniohyoideus*.

Le Zeus nage doucement, sans secousse, au moyen d'ondulations de la seconde dorsale et de la seconde anale, ainsi que de mouvements des pectorales; les autres nageoires restent immobiles et, fait curieux, la queue ne sert que de gouvernail. Le corps aplati peut rester vertical ou s'incliner, d'un roulis très prononcé qui le met quelquefois horizontal.

J'ai vu, durant cette progression à peu près continue, les mouvements respiratoires s'effectuer au rythme de 60 à 65 par minute. L'inspiration est souvent diphasique; le volet reste en retard sur la face, à l'inspiration et à l'expiration; le bec du volet, à l'inspiration, accroît sa courbure en glissant sur la peau de la région claviculaire. — La membrane branchiostège, peu développée et fonctionnant comme prolongement ventral du volet, intervient relativement peu dans les manœuvres: le jeu vertical des extrémités des grands rayons branchiostèges ne comporte qu'un millimètre, au maximum, d'excursion, chez un exemplaire de dix-sept centimètres de longueur.

Ces manœuvres se présentent donc du type nectonique, et Zeus représente, dans le groupe considéré, au point de vue des mouvements respiratoires, une forme nageuse qui s'oppose aux formes de fond, fouisseuses même, que comprend la section des Heterosomata.

2. Heterosomata : *Pleuronectes platessa* L.; *Rhombus maximus* L.

J'ai pris comme type de ce groupe la Plie, dont je me procurais facilement de nombreux exemplaires vivants, de petite et moyenne taille. P. A. Dietz a déjà donné une description de la musculature branchiale de cette forme (1912).

La fig. 49 donne une idée de la disposition des pièces externes de l'appareil branchial et de leurs muscles moteurs. Se remarquent, entre autres caractères, la hauteur relative de l'interoperculaire: le fait que le

suboperculaire, très libre, s'effile en arrière en une pointe recourbée vers le haut, et dont l'extrémité aigüe suit l'angle postérieur de l'opercule, formant avec lui le bord arrondi qui limite extérieurement la portion tout à fait supérieure de l'orifice expiratoire.

A l'inspiration, à l'occasion de mouvements respiratoires un peu amples (60 à 40 par minute), on voit la face et le volet operculaire se soulever d'un mouvement diphasique. Et souvent le volet ne reste pas en arrière sur son support, autant que chez d'autres poissons, en raison, semble-t-il, du fait qu'il se trouve soulevé par l'augmentation de courbure de son bec postérieur, qui s'appuie sur la surface claviculaire, tout en glissant quelque peu dans la direction ventrale. Cette déformation du bec operculaire est le résultat de la contraction du petit muscle tenseur *m*. (fig. 50) ⁽¹⁾. Elle contribue, en ordre principal, à maintenir contre la surface claviculaire le bord de la valvule expiratoire.

Mais, dès le début de la phase expiratoire, le volet operculaire se trouve soulevé par l'eau buccale refoulée dans la chambre branchiale, et son adduction reste en retard sur celle du préopercule. De même, le rayon branchiostège 4, dont le mouvement traduit à l'extérieur le jeu de l'appareil branchiostège, reste, dans son déplacement expiratoire, un peu en retard sur l'adduction de la région buccale: il y a donc une disjonction très apparente, dans la manœuvre de l'expiration, entre la paroi de la cavité buccale et celle de la cavité branchiale.

La membrane branchiostège, soutenue par sept rayons, forme une poche en V, dont le sommet est marqué par le rayon 4, qui est plus large que les autres et est mû par un muscle extenseur plus fort. L'extrémité

⁽¹⁾ Ceci se démontre par l'expérience suivante. On peut, chez une Plie morte, en soulevant et abaissant alternativement l'angle ventro-postérieur du préopercule, reproduire la plupart des déformations respiratoires; combinaison de l'entraînement passif des autres pièces et des changements de pression survenant dans les cavités respiratoires. A l'abduction du préopercule se remarquent notamment la succion, dans la direction médiale, de la valvule expiratrice et celle de la membrane branchiostège, l'affaissement de l'interopercule et la flexion du volet sur le préopercule; mais, contrairement à ce qui se passe chez le vivant, la courbure antéro-postérieure de l'opercule diminue et le bec postérieur du volet branchial se déplace dans le sens caudal: preuve qu'il intervient là, chez le vivant, pour l'augmentation de la même courbure, une contraction musculaire.

distale de ce R^4 forme la limite ventrale de la valvule expiratoire; et c'est sa marge cutanée, à bord ondulé, qui apparaît au dehors, à l'inspiration, au delà du bord du volet branchial.

Dans les mouvements d'une certaine amplitude, ce rayon branchios-tège principal s'étend d'un mouvement diphasique, une première phase correspondant à l'abaissement de R^1 (aboutissant au milieu de la val-

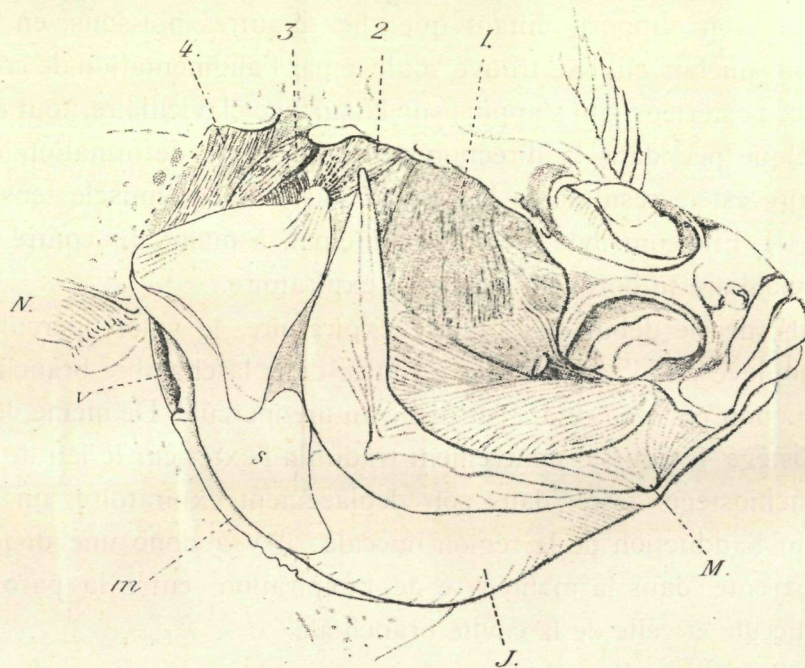


FIG. 49. — *Pleuronectes platessa*.

Tête, à gauche, après dissection des muscles superficiels.

J., interoperculaire;	1., m. levator arcus palatini;
M., angle de la mandibule;	2., m. dilatator operculi;
N., nageoire pectorale droite;	3., m. adductor operculi;
S., suboperculaire;	4., m. levator operculi.
v., orifice expiratoire;	

vule), la seconde phase se marquant par l'arrêt de R^1 . Dans les manœuvres peu accusées, où la mandibule s'immobilise, le rayon principal R^4 reste fixe en dedans de la ligne du rebord claviculaire et il n'y a de déplacement visible que de R^1 ; les mouvements respiratoires deviennent alors à peine perceptibles.

Notons, comme il est indiqué fig. 50 et 52, que les rayons 7, les plus courts, sont unis sur la ligne médiane par leurs extrémités distales, et que R^3 , notablement plus court que R^4 , reste dissimulé derrière celui-ci. — Le système musculaire comporte, dorsalement, une large bande allant du bord concave de R^1 à la face interne de l'operculaire (fig. 51 et

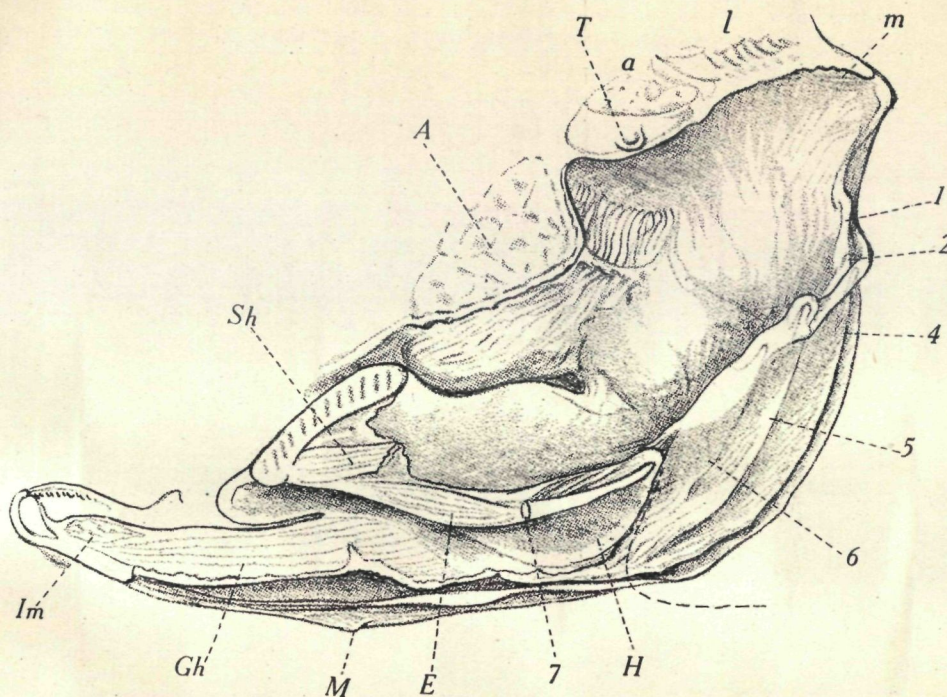


FIG. 50. — *Pleuronectes platessa*.

Volet branchial droit, face interne: position en expiration de l'appareil branchiostège.

- | | |
|---|---|
| A., m. adductor arcus palatini; | 7., rayons br. ventraux soudés, après enlèvement de la branche libre du gauche; |
| a., m. adductor operculi; | E., muscle extenseur propre de R, droit; |
| l., m. levator operculi; | Gh., m. geniohyoideus; |
| m., m. tenseur de la pointe postérieure du volet branchial; | H., hyoideum; |
| T., tubérosité proximale de l'operculaire; | I., interoperculaire. |
| 1., 2., 4., 5., 6., extrémités distales de rayons branchiostèges; | Im., m. intermandibularis; |
| | Sh., tendon du m. sternohyoideus; |
| | S., bord du suboperculaire; |

52), et cette bande se continue, caudalement, par une série de fibres qui se perdent, plus haut que la pointe de R^1 , dans la membrane valvulaire. — Une nappe de bandelettes musculaires part, ventralement, de la moitié

distale de R⁷, pour aller, en grande partie, s'insérer directement sur R¹, en ne s'attachant que lâchement au rayon le plus déclive du V, R⁴; ce n'est qu'une faible bande distale qui attache R⁴ à R⁷, continuée par des bandes fragmentées entre les divers rayons successifs, R⁴, R², R¹. — La fig. 51 représente les muscles extenseurs proximaux, très développés;

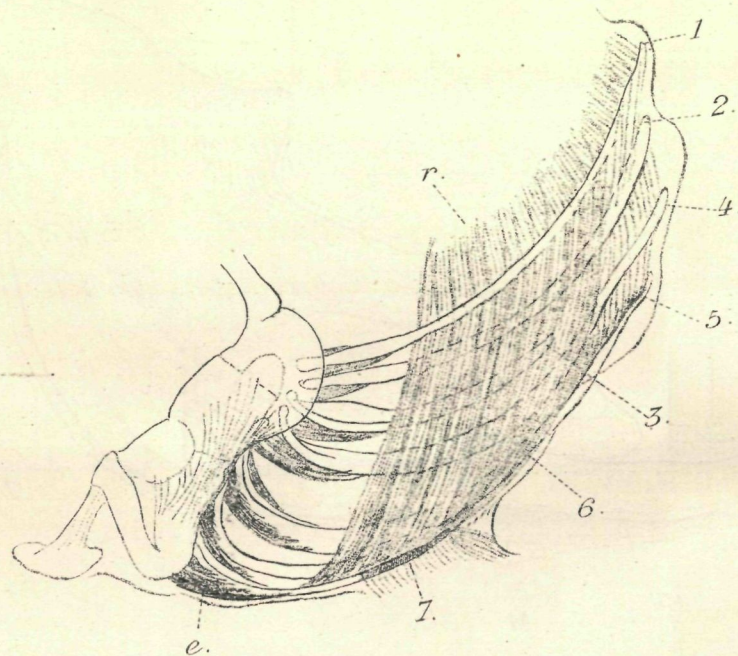


FIG. 51. — *Pleuronectes platessa*.

Membrane branchiostège droite, artificiellement étalée et aplatie.

Les chiffres correspondent aux rayons branchiostèges.

7., symphyse des rayons médiaux; r., m. fléchisseur du premier rayon.

e., m. extenseur du rayon 7;

Dietz les a aperçus (p. 57 de sa dissertation, 1912), mais en a méconnu la signification particulière.

Du côté aveugle, les mouvements respiratoires sont analogues à ceux qui viennent d'être décrits; ils sont peut-être un peu moins prononcés que ceux du côté supérieur.

Il convient de signaler aussi que chez la Plie, tout comme chez les autres poissons, — mais de façon particulièrement facile à observer, — il suffit d'une excitation optique, un déplacement de la main de l'observateur, pour ralentir et amplifier le jeu de deux ou trois manœuvres respiratoires consécutives.

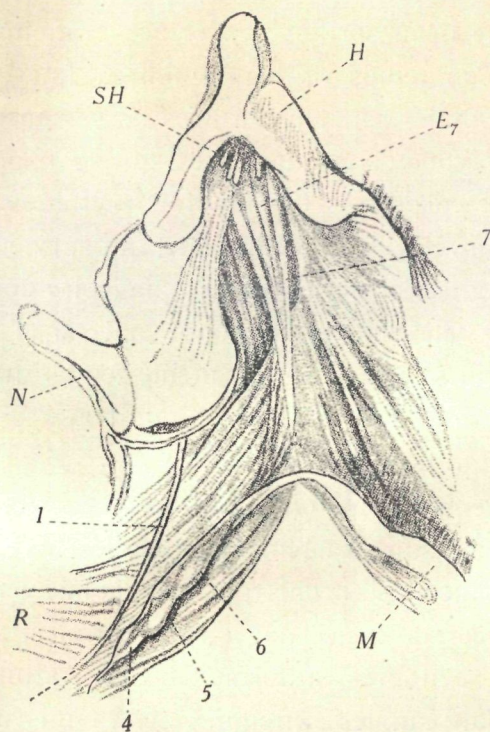


FIG. 52. — *Pleuronectes platessa*.

Portions ventrales des appareils branchiostèges, vus dorsalement; le gauche est déformé par une forte traction latérale.

- E.*, m. extenseurs proximaux des *R*;
H., hyoïde;
M., marge lisse de la membrane branchiostège glissant sur la peau claviculaire;
N., r. facialis hyoïdeus;
R., m. releveur du *R*;
S., tendons des m. sternohyoïdiens;
 1., 4., 5., 6., 7., rayons branchiostèges.

Manœuvres respiratoires accessoires.

On observe chez les Pleuronectides, Plie, Turbot, Sole, d'intéressants mouvements du corps, en rapport avec les manœuvres respiratoires.

Le poisson ne gît pas immédiatement sur le flanc aveugle, mais se trouve porté par les rayons, quelque peu fléchis, de ses grandes nageoires impaires et maintenu par eux à une certaine distance du substratum. Et la hauteur de l'espace compris entre le corps du poisson et le fond n'est pas constante. Au moment de l'inspiration, les rayons des parties antérieures de la dorsale et de l'anale, aidés un peu, semble-t-il, par la nageoire ventrale gauche, soulèvent le pourtour de la partie antérieure

du corps; la voussure dorso-ventrale de celui-ci augmente aussi légèrement: de façon que l'opercule gauche n'arrive à toucher le sol que tout à la fin de l'abduction. Par contre, la région postcéphalique du corps s'affaisse, d'une quantité beaucoup moindre d'ailleurs, basculant ainsi en sens inverse de la tête.

A l'expiration, un mouvement de bascule, inverse, du corps plat favorise l'évacuation vers l'arrière de l'eau sortant de l'orifice branchial inférieur. Cette évacuation se fait, en temps ordinaire, tout à fait en arrière de la nageoire dorsale et de l'anale, par deux orifices laissés entre le pédoncule caudal et les derniers rayons de ces nageoires, qui se disposent perpendiculairement à l'axe du corps. — Quelquefois, cette évacuation de l'eau est favorisée par un relèvement rythmique, qui survient à la fin de la phase expiratoire, des régions postérieures de la nageoire dorsale et de la nageoire anale: double relèvement qui donne naissance à deux plus grands orifices allongés, qui se referment en même temps que s'abaisse la partie caudale du corps, c'est-à-dire à l'inspiration ⁽¹⁾.

Reptation et manœuvres d'enfouissement.

Chez la Plie posée tranquillement sur un fond de sable, le contour externe des nageoires dorsale et anale suit exactement toutes les inégalités du relief; et les rayons de ces nageoires, fléchis plus ou moins vers le bas, soulèvent légèrement, de concert avec les nageoires ventrales, le corps mince, qui n'épouse ainsi qu'à peu près la forme du substratum.

Le poisson peut avancer, marchant sur les extrémités des rayons de la dorsale et de l'anale, à la manière d'un Myriopode ⁽²⁾. La queue et la nageoire caudale n'interviennent pas dans ce mode de progression, tant qu'elle reste lente; mais sous l'influence d'une excitation nouvelle peuvent apparaître des ondulations, de plus en plus amples, du corps flexible, et

⁽¹⁾ Chez les Plies qui sont sorties de l'eau et en état asphyxique, le pédoncule caudal se recourbe de façon à soulever le corps, et la région postérieure de l'anale et de la caudale se maintient relevée de façon permanente. Ce n'est qu'après un certain temps que cesse ce réflexe asphyxique et que les mouvements ondulatoires de ces régions reparaissent, sans synchronisme tout d'abord avec les mouvements respiratoires.

⁽²⁾ W. SCHNATTENBECK (*Die Fische der Nord- und Ostsee*, 1929, p. XII, 422) décrit mal, me semble-t-il, ce mode de locomotion des Pleuronectes.

le mode précédent passe graduellement aux mouvements de la natation, si la courbure du corps gouverne celui-ci vers le haut. Mais si, au contraire, la courbure de la tête dirige le déplacement vers le bas, on assiste aux manœuvres de l'enfouissement.

Alors, on observe donc les balancements verticaux rapides de la tête et le jeu sur un mode ondulatoire, dans un plan oblique dirigé vers le bas, des rayons de la nageoire dorsale et de la nageoire anale. La première manœuvre tendrait à donner au corps un déplacement vers l'arrière; je me représente que cette tendance est équilibrée par la résultante horizontale de la seconde et je m'explique ainsi que le poisson puisse s'enfoncer sur place. — Il peut se faire, dans d'autres cas, que les manœuvres précédentes accompagnent les derniers mouvements de natation et que l'ondulation natatoire générale contribue aussi à l'enfouissement: dans ce dernier cas, il y a progression du poisson vers l'avant.

Les manœuvres en question déterminent des déplacements du sable, qui permettent au corps de s'enfoncer, et des remous de l'eau, qui distribuent les grains en une couche plus ou moins régulière sur la surface supérieure du poisson. Généralement, tout le corps disparaît dans le sable et il ne reste à découvert que les yeux proéminents, la moitié droite de l'ouverture buccale et l'orifice branchial de sortie, signalé par un petit cratère, que précède un territoire animé de mouvements verticaux, quand l'opercule droit sous-jacent joue de manière sensible. L'examen dans une cuvette à fond transparent montre que les mouvements de l'opercule et de l'appareil brachiostège inférieur persistent et qu'un courant de sortie, plus ou moins contrarié, arrive à se frayer une voie irrégulière entre les grains de sable.

La Plie peut rester longtemps dans cette position, ne réagissant pas à des attouchements qui la feraient fuir dans d'autres circonstances. On peut lui couvrir de sable les yeux et la bouche, sans provoquer de déplacement du corps. Mais alors les mouvements respiratoires deviennent immédiatement plus lents et plus amples, en raison de l'obstacle opposé à l'entrée de l'eau dans la bouche.

Quand le poisson est ainsi enfoui, on voit le sable pénétrer dans la cavité buccale à chaque phase inspiratoire: il peut se former supérieurement un petit cratère au fond duquel joue la mandibule; et dans une

position favorable de la tête contre la paroi latérale transparente du récipient, on observe aussi une aspiration ascensionnelle de grains de sable par le côté gauche de la bouche. Il peut pénétrer ainsi dans la cavité buccale une quantité assez sérieuse de sable : un tiers de centimètre cube chez un échantillon d'une douzaine de centimètres de longueur, avant qu'une manœuvre spéciale expulse les corps étrangers par la bouche; cette manœuvre est suivie d'une pause respiratoire assez longue.

Et tout cela sans que la Plie cherche à adopter une position plus favorable à sa respiration. Chez un exemplaire qui est resté enfoui ainsi pendant des heures, je compte par minute 29 mouvements respiratoires, coupés de deux expulsions par la bouche.

2. *Rhombus maximus* L.

Mes exemplaires de Turbot, de 12 centimètres de longueur au maximum, m'ont paru moins disposés que les Plies à s'enfouir dans le sable : ils restaient ordinairement appliqués sur le fond, dont ils présentaient d'ailleurs remarquablement la teinte et le grain, sans chercher à se recouvrir de sable. Ils toléraient qu'on leur couvre le corps; mais ils soulevaient régulièrement la tête, pour secouer le sable que j'y déposais, et dégageaient ainsi l'orifice buccal jusque dans sa moitié inférieure.

Chez le Turbot encastré dans le sable par ses nageoires dorsale et anale, je n'ai pas vu persister, de façon sensible, les mouvements ondulatoires longitudinaux du corps, relevant de l'expiration par l'orifice branchial inférieur. Il peut se faire, d'ailleurs, que l'opercule et l'appareil branchiostège inférieurs restent momentanément immobiles, et la circulation respiratoire peut donc se trouver assurée exclusivement par le côté supérieur. D'autres fois, par contre, on constate que le Turbot a adopté une position telle que le pédoncule caudal, légèrement bombé, laisse ventralement et dorsalement un orifice, où l'eau respiratoire effectue des oscillations synchrones avec les mouvements, sinon de l'opercule droit, tout au moins de l'appareil branchiostège inférieur : le corps est donc soulevé de manière à laisser un passage d'écoulement à la faible quantité d'eau sortant de l'orifice branchial inférieur.

La comparaison de l'appareil branchiostège chez *Rhombus* et chez *Pleuronectes* fait apparaître quelques différences de structure, visibles sur la fig. 53: la fente expiratoire, mesurée de sa limite dorsale à l'extrémité de R^4 , est sensiblement plus étendue que chez la Plie; le troisième rayon (3) a un développement normal; d'autre part, les deux membranes

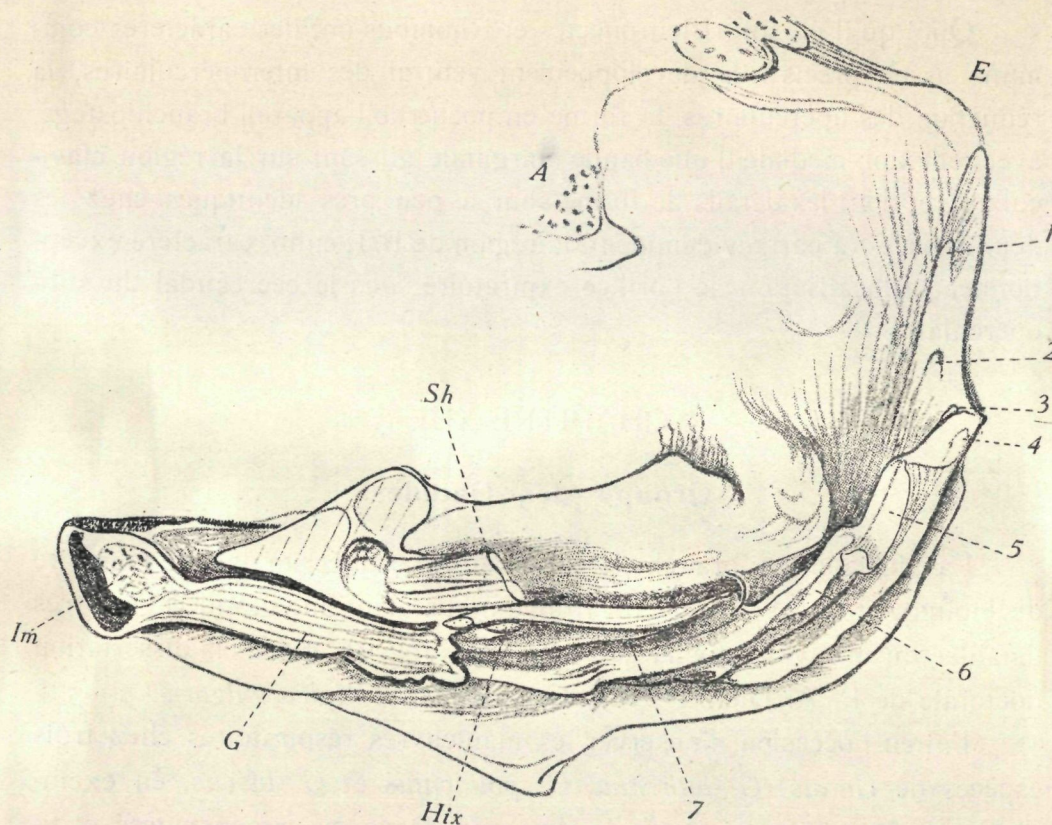


FIG. 53. — *Rhombus maximus*. Volet branchial droit, vu du côté interne; position moyenne de l'appareil branchiostège.

- | | |
|---|---|
| A., portion du m. adductor arcus palatini; | Im., m. intermandibularis; |
| E., extrémité dorsale de la fente expiratoire; | Sh., tendons des m. sternohyoïdiens; |
| G., m. geniohyoideus; | 1., 2., 3., 4., 7, rayons branchiostèges; |
| Hix., m. hyohyoideus inferior (tendon croisé du); | 5., 6., lames ventrales de R_5 et R_6 . |

branchiostèges ne sont pas soudées ventralement sur toute la longueur des R^7 , et ces rayons ne sont pas soudés distalement, comme chez la Plie; en même temps, les m. hyohyoïdiens inférieurs (*Hix*) se croisent antérieure-

ment, comme chez *Zeus faber*. Ces différences coïncident-elles avec une évolution moins prononcée du Turbot dans l'adaptation à la vie sur le fond, ou faut-il en chercher la cause dans une origine phylétique différente, comme le veut Kyle, qui rattache *Rhombus* à *Zeus* et les Pleuronectides à une autre souche, commune avec les Blenniides?

Quoi qu'il en soit, Pleuronectes et *Rhombus* ont des caractères communs assez précis : le développement ventral des interoperculaires, la réduction des operculaires, la forme en poche de l'appareil branchiostège, avec réflexion médiale d'une bande marginale glissant sur la région claviculaire, et dont les détails de forme sont à peu près identiques chez les deux espèces (à part, évidemment, la région de R⁷) ; enfin, caractère exceptionnel, la localisation de l'orifice expiratoire sous le bec caudal du suboperculaire.

CHAPITRE XIII

Groupe des Gadides.

La musculature branchiale des Gadides est décrite dans le mémoire de Holmqvist de 1911, où l'on trouve notamment une grande figure très détaillée du m. hyohyoideus de *G. callarias* (fig. 5), et dans la dissertation doctorale de P. A. Dietz (1912) : *G. morrhua* et *Molva vulgaris*.

J'ai eu l'occasion d'observer les manœuvres respiratoires chez trois espèces de *Gadus* : *G. morrhua*, *G. pollachius* et *G. luscus*, en exemplaires de 20 à 25 centimètres de longueur. Dans les circonstances ordinaires, pendant la nage, le rythme en est de 45-50 par minute. La mandibule joue toujours, mais sans fermer la bouche à l'expiration ; l'occlusion se fait par une valvule ventrale. A l'inspiration, qui est d'ailleurs diphasique, on constate nettement le retard du volet operculaire sur le préoperculaire ; le bec du subopercule se courbe vers la peau de la ceinture scapulaire en raison de la traction qu'exerce sur lui la bande marginale abaissée par les extrémités des rayons branchiostèges dorsaux. A l'expiration, l'eau est expulsée, quelquefois par toute la fente branchiale, ordinairement cependant par sa moitié dorsale, surtout chez *G. pollachius* et

G. morrhua, plutôt par l'intervalle entre le pédoncule de la pectorale et la nageoire ventrale, chez *G. luscus*.

Il y a intérêt à comparer, dans le groupe des Gadides, les formes précédentes avec d'autres espèces, telles qu'*Onos mustela* et *Lota vulgaris*, qui sont des poissons de fond.

Gadus pollachius, observé à Roscoff, est une forme nectonique, qu'on pêche par des fonds de trente mètres, à 4 ou 5 mètres de la surface. Une



FIG. 54. — *Gadus pollachius*.
Musculature ventrale de l'appareil
branchial

(l'opercule gauche
a été artificiellement éloigné
de la ligne médiane).

G., m. geniohyoideus;
H., m. hyohyoideus inferior;
V., nageoire ventrale droite.

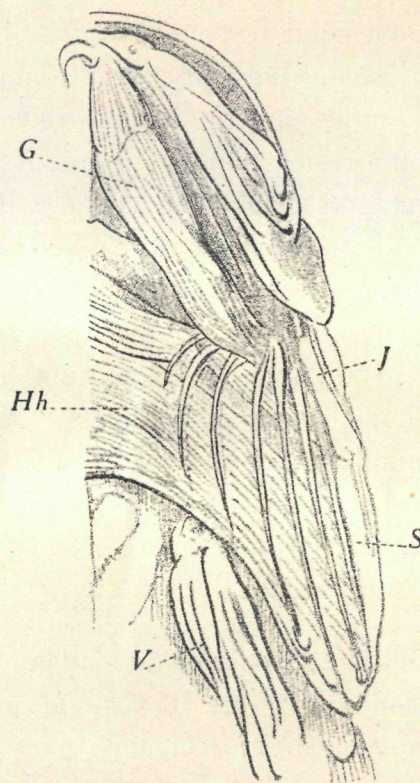


FIG. 55. — *Onos mustela* L.
Musculature ventrale de l'appareil
branchial.

G., m. geniohyoideus;
Hh., m. hyohyoideus;
J., interoperculaire;
S., suboperculaire;
V., nageoire ventrale gauche.

observation occasionnelle témoigne que ses exigences en oxygène sont relativement sérieuses. Dans un grand aquarium, on avait réuni momentanément une demi-douzaine de *Labrus*, deux *Cottus*, une Motelle, deux *Callionymus* et un petit Lieu; et l'injecteur d'eau s'étant obturé le soir, on trouva le lendemain matin le *Gadus pollachius* mort d'asphyxie, les Labres chavirant au cours de leurs mouvements natatoires faibles, la Motelle en dyspnée qui persista au cours de toute la journée, tandis que les *Cottus* et les *Callionymus* ne montraient pas d'accélération notable des mouvements respiratoires.

G. pollachius, poisson nectonique, semble cependant se déplacer très peu, si l'on en juge par ses allures en aquarium: il aime à nager très lentement ou à rester immobile; pourchassé, il ne nage que peu d'instants et s'arrête après quelques décimètres de progression. Il semble que pendant la nage la mâchoire reste abaissée, de façon à ouvrir la bouche, et que les mouvements respiratoires soient réduits à presque rien: manœuvre que nous avons signalée pour les poissons du premier type; mais, au moindre arrêt dans un angle de l'aquarium, il se produit des mouvements respiratoires notablement plus amples et plus rapides qu'avant l'accélération de la natation: indice que, malgré l'ouverture de la bouche et la progression du poisson, le mode adopté n'était pas suffisant pour la respiration. Ce Gadide ne peut donc guère se comparer, sous ce rapport, au Saumon, ni même à la Perche.

La Motelle, poisson de fond, à tête plus large, se distingue des formes précédentes par une disposition plus transversale des faisceaux du *m. hyohyoideus inferior* et ainsi par une extension ventrale moins grande des fentes branchiales (fig. 54 et 55).

Chez un grand exemplaire, aux manœuvres relativement amplifiées, mais dans une mesure qui n'est pas exagérée ⁽¹⁾, on constate que l'inspi-

⁽¹⁾ En ce sens que le bord de la membrane branchiostège reste, à l'inspiration, adhérent à la région claviculaire, ce qui n'est plus le cas, lorsque les mouvements s'amplifient davantage; dans ce dernier cas apparaissent des aspects anormaux: la pointe ventrale de l'appareil hyoïdien avance à l'inspiration, en même temps que le menton se relève, le tout par contraction exagérée des muscles dorsaux. Il y a avantage à observer des manœuvres un peu amples, pour mettre en évidence des éléments qui autrement passeraient inaperçus.

ration est nettement diphasique, en raison d'un abaissement en deux temps du plancher buccal; le volet operculaire, d'autre part, reste sensiblement en retard sur l'abduction du préopercule. Ce sont les trois rayons branchiostèges supérieurs qui contribuent le plus à l'épanouissement de la membrane. Les deux rayons ventraux extrêmes, de droite et de gauche, s'éloignent l'un de l'autre, en raison de l'abduction de tout le système hyoïdien: et ceci montre que chez cette forme encore, le *m. hyohyoideus inferior* n'est pas un muscle inspireur, comme Vetter et Holmqvist l'affirment; d'ailleurs le déplacement dans le sens rostral du bord caudal de ce muscle traduit l'étirement de ses faisceaux.

A la phase expiratoire, l'expulsion de l'eau se fait par une fente occupant les deux tiers inférieurs de la hauteur du pédoncule de la nageoire pectorale. Le début de cette phase, repéré par le jeu de la paroi latérale de cette fente, correspond au relèvement du plancher buccal et à la protraction de l'appareil hyoïdien, qui précèdent de façon perceptible l'adduction des parois latérales de la cavité bucco-pharyngienne, et qui s'achèvent beaucoup avant la fin de celle-ci.

Les quelques exemples observés indiquent qu'il existe dans le groupe des Gadides des variations du mode respiratoire; il est possible que l'étude d'un plus grand nombre de ces formes, où l'on aperçoit la disposition des nageoires concorder avec l'habitat ordinaire, montrerait aussi des concordances analogues pour la structure de l'appareil branchiostège.

CHAPITRE XIV

**Deux modes respiratoires principaux;
le second, adaptation à l'immobilité ordinaire, en raison
du synchronisme cardiaque respiratoire.**

La considération de Cyprinides, de Salmo, de Percidés et du Brochet nous avait montré un type respiratoire propre aux poissons bons nageurs; au cours d'une nage continue, les mouvements respiratoires, diminuant d'amplitude, prennent une allure caractéristique: chaque inspiration est suivie d'une pause relativement longue, pendant laquelle la bouche et les

fentes operculaires restent ouvertes, de sorte qu'un courant d'eau, dû au déplacement même du poisson dans son milieu, s'ajoute, au point de vue de l'irrigation des lamelles branchiales, à l'effet produit par les mouvements respiratoires proprement dits. Morphologiquement, ce type se caractérise, en même temps que la possession de branchies à grande sur-

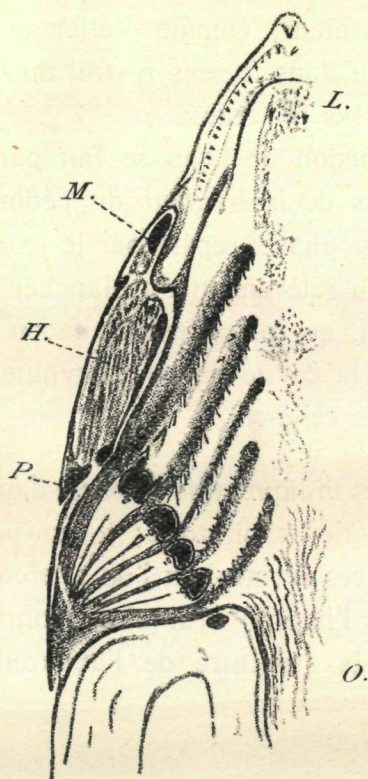


FIG. 56. — *Saumon*.
Coupe horizontale de la tête,
partie ventrale.

H., hyomandibulaire;
L., langue;
M., prémaxillaire;
P., préoperculaire;
O., œsophage.

face, par une capacité relativement faible des cavités branchiales et l'amplitude des orifices expiratoires (fig. 56).

L'étude des formes, plus nombreuses, rencontrées dans les chapitres suivants fait ressortir tout d'abord l'existence d'un autre type, que je trouve particulièrement marqué chez les *Muraenides*, les *Lophobranches*, *Callionymus* et même *Lepadogaster*, tous poissons de fond. Je vois à ces formes extrêmes, comme caractères marquants: tout d'abord une expansion considérable des cavités branchiales, dans la direction caudale et ventrale; elle est obtenue très généralement par le développement de la

paroi branchiostège (Muraenides, *Callionymus*, *Lepadogaster*) ou aussi, chez les Lophobranches, par l'élargissement de tout l'opercule (fig. 12).

Cet accroissement de capacité, disons-le tout de suite, n'est pas en rapport direct avec les besoins respiratoires, car on remarque en même

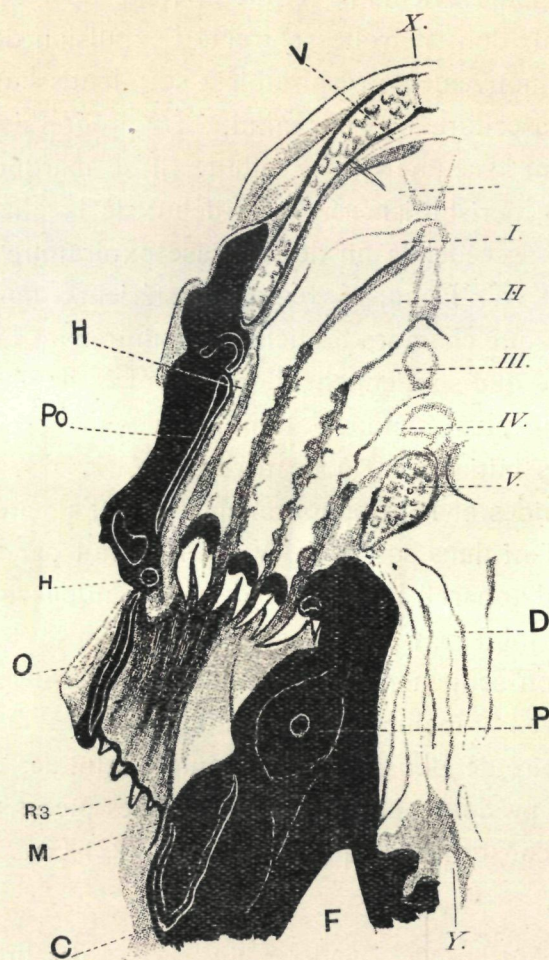


FIG. 57. — *Cottus*. Coupe horizontale schématique de la tête: partie ventrale; en position d'inspiration assez ample.

C., ceinture scapulaire;

D., œsophage;

F., foie;

H., hyoïde;

M., membrane marginale de l'appareil branchiostège;

O., operculaire;

P., cavité péricardique; au centre : coupe de la veine de Cuvier;

Po., préoperculaire

R₃., troisième rayon branchiostège;

V., valvule buccale;

XY., ligne médiane;

I-V., arcs branchiaux.

temps une réduction de la surface des lamelles branchiales et même celle du nombre des peignes branchiaux (*Lepadogaster* a 3 1/2 branchies). Il s'accompagne d'un allongement de la phase inspiratoire, qui peut devenir multiphasique. — En outre, la soudure de la membrane branchiostège à la peau de la région claviculaire réduit la fente operculaire à un orifice expiratoire dorsal, dont l'étroitesse freine l'expulsion de la masse d'eau plus grande: les mouvements respiratoires se ralentissent au point que le rythme peut en descendre à 15 par minute. La progression de l'eau respiratoire s'effectuant avec une vitesse réduite, il se marque mieux dans ce type un certain « péristaltisme », et le début de la phase inspiratoire y apparaît souvent précéder la fin de la phase expiratoire précédente (voir Anguille, (p. 35). — Enfin, la région postérieure molle, assez large, de la paroi de chaque chambre branchiale, comprenant la membrane marginale et la partie que soutiennent des rayons très flexibles, constitue une ampoule élastique plus étendue, atténuant davantage les variations de vitesse imprimées initialement à l'eau respiratoire.

Les Muraenides et les Lophobranches que j'ai cités ci-dessus sont rangés par Baglioni dans son type IV, qu'il définit par l'absence plus ou moins complète d'appareil branchiostège ⁽¹⁾. L'auteur italien n'a pas vu *Callionymus*; il joint par contre aux Muraenides et Lophobranches, *Balistes*, en raison seulement de la réduction de l'orifice expiratoire et de l'absence d'appareil branchiostège; par ailleurs (p. 217) il reconnaît que le mode respiratoire de *Balistes* est analogue à celui des poissons nageurs, caractérisé par la prédominance du jeu latéral des pièces mobiles, et que le groupe IV ainsi constitué manque d'unité (p. 222) ⁽²⁾.

⁽¹⁾ P. 213: « Mehr oder minder völlige Fehlen des Branchiostegalapparates. Kleine äussere Kiemenwandöffnung. Die integrierenden Bestandtheile (Knochen, Muskeln und Gelenke) des Branchiostegalapparates mehr oder minder gänzlich verschwunden oder tiefgehend verändert ».

⁽²⁾ Le mode respiratoire de *Balistes*, que je n'ai pas eu l'occasion d'observer à l'état vivant, me paraît bien, d'après ce qu'en dit BAGLIONI, devoir constituer un cas particulier du type des poissons nectoniques. Ce poisson possède un volet operculaire très réduit, que prolonge ventralement un appareil branchiostège de grande surface, à six rayons, faisant pratiquement corps avec l'opercule. Le système musculaire branchiostège, pour autant que j'en puisse juger par la description de BORCEA (p. 209-10) et l'examen d'un exemplaire dont la conservation

Ces précisions apportées, il apparaît bien que le mode respiratoire qui atteint chez les formes considérées son maximum de netteté, correspond au type IV de Baglioni. Mais, en raison, ce me semble, de la méconnaissance de l'anatomie des animaux étudiés, le physiologiste italien n'a pas remarqué que les vrais caractères des espèces rangées dans son type IV ne sont que l'exagération de ceux qu'il reconnaît aux formes benthoniques: le développement considérable de l'appareil branchiostège et la localisation dorsale de l'orifice expiratoire. Et pour lui, toute l'évolution de l'appareil branchiostège n'aurait qu'un but: le jeu de cet appareil branchiostège, devenant prépondérant, donnerait au courant destiné aux branchies la direction longitudinale avantageuse (le jeu du volet, prédominant chez les poissons nectoniques, est transversal!) ⁽¹⁾ et la position dorsale de la « valvule branchiostégale » des poissons sessiles fait que le courant respiratoire, finalement ascensionnel, produit une réaction qui fixerait davantage le corps du poisson sur son substratum. J'avoue ne pas être arrivé à comprendre la première considération; la seconde me paraît de bien minime importance: d'autant plus que des formes « sessiles », comme *Gobius* et *Trachinus*, qu'a observées Baglioni sans remarquer le fait, possèdent des orifices expiratoires *ventraux*.

Baglioni, tout physiologiste qu'il est, n'a pas remarqué deux faits que j'estime essentiels: l'augmentation de capacité des cavités respiratoires, indépendante de la grandeur de l'ouverture buccale, de la forme aplatie ou ronde de la tête, de la réduction des lamelles branchiales, et associée à la réduction des orifices expiratoires; concurremment le ralentissement du rythme des manœuvres, que je vois associé à celui des pulsations cardiaques; tandis, en effet, que la cadence commune des deux appareils est, chez les poissons à nage constante, de 120 à 160 par

remonte à RISSO, pourrait se comparer fonctionnellement à celui des Cyprinoïdes. La cavité branchiale ne me paraît pas plus considérable que chez un Perciforme ordinaire. Il resterait à comprendre pourquoi la membrane branchiostège s'est fusionnée si complètement avec l'isthme, réduisant de façon permanente l'orifice expiratoire: étroitesse de la bouche, mouvements lents et réduction des besoins en oxygène.

(¹) Voir particulièrement: Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere-Fische (*Ergebnisse der Physiologie*, 9^{ter} Jahrgang, 1910).

minute, elle tombe, chez les formes considérées ci-dessus, ordinairement à 60 et même à 20 mouvements. Ces constatations me convainquent que les modifications observées de l'appareil respiratoire sont en rapport avec ce que j'ai appelé le synchronisme cardiaque respiratoire. Je dois rappeler ce que j'ai établi à ce sujet.

*
* *

Le système circulatoire des poissons offre au physiologiste le caractère remarquable de montrer, interposée entre le cœur et le réseau général du corps, une résistance considérable, celle du système capillaire des branchies. Et cependant le cœur constitue un appareil propulseur relativement peu puissant: son poids ne s'élève qu'à 1/700 ou 1/900 du poids total du corps et, mesure plus précise, les pressions constatées dans l'aorte ventrale ne montent guère qu'à environ 50 centimètres d'eau pour *Scyllium* et *Lophius* et à 25 chez la Raie et la Torpille (1). D'autre part, nous avons mesuré au delà des branchies des pressions de l'ordre de 7-15 centimètres d'eau, valeurs qui précisent à la fois la grandeur de la résistance offerte par le système branchial et la faible pression qui va devoir assurer la progression du sang artériel.

Mais les graphiques du pouls artériel indiquent (2), dans leur allure dicrote, que les manœuvres respiratoires interviennent pour une part notable dans cette propulsion, suppléant ainsi à la faiblesse du cœur, en raison de mécanismes que j'ai longuement étudiés.

Considérons tout d'abord une tranche du réseau sanguin centrifuge appartenant au système branchial. Il se conçoit aisément que la pression sanguine y subit, en même temps que les oscillations dues aux pulsations ventriculaires, des variations rythmiques provenant des aspirations inspiratoires et des compressions expiratoires successives exercées sur le

(1) C. SCHOENLEIN et V. WILLEM, Observations sur la circulation du sang chez quelques poissons (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, tome XXVI, 1894). — K. SCHÖNLEIN, Beobachtungen über Blutkreislauf und Respiration bei einigen Fischen (*Zeitschrift für Biologie*, Bd. 32, 1895).

(2) V. WILLEM, Synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques chez les Poissons (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique [Sciences]*, 6 août 1921).

contenu des chambres branchiales. Ces dernières variations sont généralement de l'ordre de 7 centimètres d'eau, comparables ainsi à celles qui se propagent au delà des branchies. Et les oscillations d'origines respectivement cardiaque et respiratoire se combinent, en plus ou en moins, totalement ou partiellement, selon les modes d'interférence des deux actions simultanées. Il va de soi, d'ailleurs, que les interférences en question retentissent sur les pressions régnant au delà des branchies et même vers l'amont, sur l'amplitude des contractions ventriculaires ⁽¹⁾. Schoenlein et moi avons autrefois inscrit des aspects variés de ces interférences.

Or, dans les circonstances qu'on peut appeler normales, la combinaison des deux systèmes d'oscillations de pression présente un double caractère: 1° les pulsations cardiaques et les mouvements respiratoires ont une périodicité égale; 2° les manœuvres des deux appareils se coordonnent en un synchronisme très précis, avantageux et pour la circulation centrifuge et pour la circulation centripète.

I. — Déjà en 1894, dans la relation d'expériences faites à Naples sur la circulation et la respiration chez divers poissons et surtout chez la Torpille, Schoenlein et moi avons, entre autres faits, attiré l'attention sur l'influence qu'ont les mouvements respiratoires sur la pression régnant dans les artères allant du cœur aux branchies. Plus tard, certains physiologistes, reprenant méthodiquement l'étude du mécanisme des mouvements respiratoires ou celle de l'activité cardiaque, avaient accessoirement remarqué une concordance entre le rythme cardiaque et le rythme de la respiration. Un médecin norvégien, J. Thesen ⁽²⁾, en 1896, signalait en passant que chez les Téléostéens dont il avait observé les contractions cardiaques, la pulsation du cœur et la respiration étaient souvent de même fréquence; plus tard, une observation de Baglioni sur un jeune *Arnoglossus* notait le même fait et E. Babak constatait ce synchronisme

⁽¹⁾ Ce fait se manifeste sur les graphiques obtenus par W. Kolff, par la méthode de suspension d'Engelmann. [WILHELMINE KOLFF, Untersuchungen über die Herztätigkeit bei Teleostiern (*Archiv. f. d. ges. Phys.*, Bd. 122, 1908)].

⁽²⁾ J. THESEN, Etude sur la biologie du cœur chez les Poissons osseux (*Archives de Zoologie expérimentale*, 3^e série, t. IV, 1896).

chez des alevins de Truite nouvellement éclos ⁽¹⁾. Ces quelques faits, en contradiction cependant avec des observations plus poussées de W. Brünings ⁽²⁾, puis de W. Kolff, laissaient pressentir un synchronisme normal, que j'avais suggéré avantageux pour la progression du sang artériel; en se fondant sur des raisons téléologiques et sur la constatation que le rythme respiratoire est très instable chez les poissons, on pouvait attribuer les données négatives au fait que les expérimentateurs, pour avoir trop manipulé leurs sujets, n'avaient étudié que des animaux en état de dyspnée. En 1921 ⁽³⁾, reprenant mes études sur les poissons, j'ai apporté la confirmation expérimentale de cette manière de voir et établi définitivement l'existence, dans les circonstances normales, d'une périodicité égale des pulsations cardiaques et des mouvements respiratoires.

II. Mais la notion, réduite à cela, d'un synchronisme n'a en soi aucune importance pour la compréhension de l'influence que peuvent avoir les mouvements respiratoires sur la progression du sang: il faut, ce que j'ai fait ensuite, reconnaître dans la succession des phases respectives des deux séries de manœuvres les coordinations multiples qui assurent aux mouvements respiratoires des actions efficaces sur la circulation sanguine.

a) J'ai vu, chez l'Equille et l'Anguille d'abord, plus tard chez d'autres formes (qu'on arrivait très difficilement d'ailleurs à observer dans des conditions convenables), que le début de l'inspiration se produit au moment où le bulbe aortique vient d'être distendu par la systole ventriculaire; la phase inspiratoire, qui décomprime le réseau capillaire des branchies, coïncide ainsi avec la période où le bulbe aortique, gonflé de sang, se vide dans l'aorte ventrale et les vaisseaux branchiaux. Et la phase expiratoire s'accomplit ensuite pendant que le bulbe se trouve isolé du

⁽¹⁾ E. BABAK, Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fisch-embryonen und der Einfluss der Temperatur (*Folia neuro-biologica*, Bd. VI, 1912).

⁽²⁾ W. BRÜNINGS, Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische (*Archiv für die gesammte Physiologie*, Bd. 75, 1899).

⁽³⁾ *Mémoire cité.*

ventricule en diastole par la fermeture de ses valvules; la compression du réseau sanguin branchial ne peut donc faire progresser le sang que dans le sens distal. Ainsi, la contraction expiratoire renforce le pouls d'origine ventriculaire: on constate, sur les graphiques de pression artérielle, dans un vaisseau intestinal, par exemple (fig. 58), la superposition d'une onde d'origine respiratoire au pouls ventriculaire. Le synchronisme constaté permet donc aux manœuvres respiratoires de renforcer l'impulsion cardiaque, et à la phase inspiratoire et à la phase expiratoire.

Quel est le mécanisme qui préside à ce synchronisme? E. Babak suggérait, en conformité avec des faits connus chez les Mammifères, une régulation des pulsations cardiaques par les centres respiratoires. Au contraire, l'examen sans idée préconçue de mes sujets m'a montré immédiatement que ce sont les systoles ventriculaires qui, dans cette portion

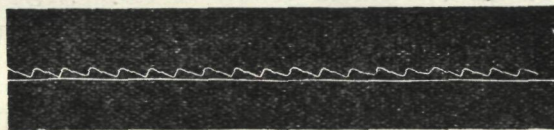


FIG. 58. — *Torpedo ocellata*. Graphique de la pression sanguine dans l'aorte intestinale ventrale: ondulations respiratoires et pulsations cardiaques (synchronisme des deux rythmes).

initiale du circuit sanguin, imposent leur cadence aux mouvements respiratoires. Je voyais chez la Civelle le début de l'inspiration coïncider imperturbablement avec l'afflux de sang aux branchies, quelles que fussent les variations, assez grandes, de la durée de l'expiration précédente, et encore, après l'inhibition momentanée des mouvements respiratoires, la première inspiration d'une nouvelle série suivre chaque fois, avec un décalage constant, la pulsation ventriculaire; j'en conclusais que c'est une excitation partant de l'appareil circulatoire qui déclanche la contraction inspiratrice, que suivent alors automatiquement les autres phases de la manœuvre respiratoire. Accessoirement, cette conception se trouvait confirmée par des expériences faites sur l'alevin de Truite, montrant que le synchronisme, qui résiste à une accélération des rythmes portant le nombre de pulsations par minute de 40 à 125, se rompt aussitôt que l'action de la chaleur ou l'empoisonnement par le chlorétone peuvent avoir

altéré les voies nerveuses (1). Et enfin, chez divers Téléostéens, après que l'intervention du mécanisme auto-régulateur des mouvements respiratoires se trouvait réduite ou annulée par la suppression des excitations initiales adéquates, je vois, avec mon élève L. Vanden Berghe, l'interruption de l'afflux ventriculaire arrêter les mouvements respiratoires et, d'autre part, le rétablissement de la circulation branchiale les ranimer, sur le rythme cardiaque (2).

b) Mais j'ai eu l'occasion de mettre en évidence un second facteur du synchronisme : la régulation *a tergo* des pulsations cardiaques par la manœuvre inspiratoire. Déjà Brünings avait affirmé que les contractions respiratoires comprimaient et décomprimaient la cavité péricardique et devaient aider ainsi la progression du sang. Ma fille et moi avons montré (3) que les déformations latérales du péricarde sont insignifiantes et inopérantes, mais qu'un élément généralement négligé de la manœuvre inspiratoire, la traction dans le sens caudal de la ceinture scapulaire par la musculature abdominale, en comprimant le contenu de la cavité de l'abdomen, écrase les veines cardinales postérieure et pousse dans les veines de Cuvier et dans le sinus venosus une quantité sérieuse de sang venant des cardinales postérieures et du système hépatique. Or, nous établissons que cet afflux se produit immédiatement avant la systole du sinus veineux, et nous y voyons l'excitant de cette systole. Je trouve, en

(1) V. WILLEM, P. BERT et M. PAYNJON, Mouvements respiratoires et circulation chez le jeune alevin de Truite (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique [Sciences]*, 7 mars 1925).

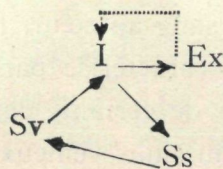
(2) Chez des sujets continuant hors de l'eau des mouvements respiratoires ralentis et peu amples, le pincement de l'aorte ventrale s'accompagne de l'arrêt de ces manœuvres et la libération du vaisseau est suivie de leur reprise. Chez une Blennie épuisée et exsangue, pour laquelle l'extraction de l'eau s'accompagnait de l'arrêt des pulsations cardiaques et des mouvements respiratoires, il suffisait d'exciter mécaniquement le ventricule pour obtenir une systole unique, qui était immédiatement suivie d'un mouvement respiratoire isolé. [L. VAN DEN BERGHE, Expériences sur l'origine cardiaque du réflexe inspiratoire chez les Poissons (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique [Sciences]*, 8 octobre 1927)].

(3) V. WILLEM et L. WILLEM, L'Influence des mouvements respiratoires sur la pulsation cardiaque chez les Poissons Téléostéens (*Bulletins de l'Acad. royale de Belgique*, 7 août 1926).

effet, dans mes observations sur la pulsation du cœur chez l'alevin de Truite, de bonnes raisons de penser que la systole du sinus puisse se produire, comme réponse immédiate à une distension, suffisante en intensité et en brusquerie, à un instant propice, de la paroi de cet organe musculaire (1).

Et j'ai établi ainsi d'étape en étape que la régulation du synchronisme considéré, avantageux pour la circulation sanguine, est le résultat de deux actions coordonnées: l'afflux sanguin dans le réseau branchial constitue l'excitant, d'ordre mécanique, qui détermine le réflexe d'inspiration, phénomène initial dans la série des mouvements respiratoires; d'autre part, la manœuvre inspiratoire comporte une poussée de sang abdominal dans le sinus venosus, qui peut constituer l'excitation immédiate déclanchant la systole de ce sinus et, partant, la série des contractions d'une pulsation cardiaque. Le synchronisme cardiaque-respiratoire est ainsi assuré par deux actions réciproques, qui portent simultanément sur les deux phases initiales des deux groupes de mouvements.

Ces coordinations peuvent se rendre par le schéma suivant, où Sv signifie la systole ventriculaire, Ss la systole du sinus venosus, I l'inspiration, E la manœuvre expiratoire; le trait interrompu représente la chaîne de phénomènes encore imprécise qui fait succéder une période respiratoire à la précédente:



Comme conséquence, on constate que les deux appareils, capables néanmoins de fonctionner isolément sur des rythmes propres, adoptent un synchronisme qui se maintient dans des limites très larges de variations

(1) Et, d'autre part, mon élève L. Van den Berghe constate sous mes yeux que chez l'Anguille la paroi du sinus veineux, le tissu musculaire de l'oreillette et même celui du ventricule sont excitablement brusque, au même titre que des bandelettes de fibres lisses. L. VAN DEN BERGHE, Note préliminaire sur l'excitation du tissu cardiaque des Poissons par des extensions momentanées (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique [Sciences]*, 2 avril 1927).

des rythmes, pourvu que ces variations ne soient pas trop brusques. Chez le jeune alevin de Truite, à vésicule vitelline, l'égalité des deux rythmes persiste, quand la fréquence passe, sous l'influence d'une hausse lente de la température de 4° à 15°, de 40 pulsations à 100 ou même 130 à la minute.

Dans la plupart des expériences faites sur des poissons habitués à rester posés sur le fond, ce sont des mouvements natatoires momentanés qui, en accélérant tout d'abord les manœuvres respiratoires, rompent le synchronisme observé au repos. Mais le renforcement de l'afflux sanguin centripète qui en résulte arrive assez rapidement, par des excitations répétées à plus courte fréquence, à accélérer le rythme cardiaque, et l'on voit chez le poisson, qui se pose à nouveau, s'établir, avec des conditions durables, une autre cadence commune plus rapide, mais qui se ralentit ensuite graduellement, pour reprendre sa forme du repos. Chez *Gobius minutus*, j'ai vu le synchronisme persister, malgré que la rapidité des battements passait de 70 à 160 par minute ou reprenait ensuite sa valeur initiale.

Dans des conditions expérimentales d'un autre ordre, il peut se faire que le rythme cardiaque se ralentisse plus que la cadence des mouvements respiratoires: c'est ce qui s'observe chez des sujets plus ou moins exsangues, chez lesquels une longue immobilité obligée a réduit de façon extrême le flux centripète du sang au cœur. Il se conserve souvent alors un synchronisme particulier, caractérisé par le fait que le cœur ne se contracte plus qu'à l'occasion de certains des mouvements respiratoires d'une série régulière: il faut au sinus veineux une accumulation, plus ou moins constante, de poussées sanguines d'origine respiratoire, pour atteindre la distension qui constitue le minimum de l'excitation efficace. La figure 59 ci-contre montre, chez une Torpille, des pulsations cardiaques dont l'espacement correspond exactement à la durée de deux, trois ou quatre mouvements respiratoires.

Mais c'est là un synchronisme d'origine expérimentale, donnant l'impression d'un équilibre instable et inadapté. Le physiologiste verrait une coordination plus efficace dans un synchronisme complet où, les pulsations cardiaques se trouvant ralenties, la fréquence des mouvements respiratoires diminuerait dans la même proportion. Or, la durée de la

période respiratoire, régie par une coordination propre où les phases se succèdent après des délais courts, correspondant à des excitations et conductions nerveuses, ne peut guère augmenter que par l'allongement des réactions musculaires; le résultat pourrait s'obtenir par une multiplication et une amplitude des contractions et par une augmentation du travail musculaire à fournir.

Précisément, nous avons vu dans le chapitre précédent que, comparées aux poissons nageurs, les formes restant ordinairement immobiles sur le fond (type II) présentent en même temps un rythme cardiaque deux ou même cinq fois plus lent, une amplification des mouvements respiratoires, une capacité plus grande des chambres branchiales, un rétrécissement notable des orifices expiratoires, une période inspiratoire souvent

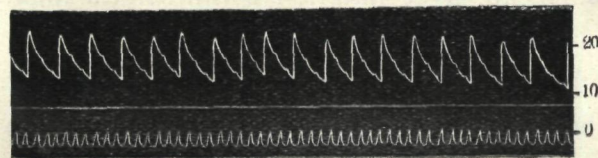


FIG. 59. — *Torpedo ocellata*. Ligne supérieure: graphique de la pression sanguine dans une artère afférente branchiale; les grandes oscillations du tracé correspondent aux pulsations ventriculaires, les crochets des diastoles aux mouvements respiratoires. Ligne inférieure, pression dans la cavité respiratoire. Le tracé correspond à une durée d'inscription de deux minutes.

multiphasique, phénomènes morphologiques ou fonctionnels décelant le mode de réalisation décrit dans l'alinéa précédent.

Les biologistes, qui, en anatomie comparée, cherchent dans la structure des organes une concordance avec un fonctionnement mieux adapté aux exigences éthologiques, n'hésiteraient pas à établir un lien de causalité entre les deux ordres de phénomènes ci-dessus et l'exprimeraient en disant que les caractères que nous avons reconnus au second type sont une adaptation à la vie immobile, en rapport avec les avantages d'un synchronisme cardiaco-respiratoire complet. C'est la seule explication plausible que je découvre aux faits généraux que j'ai dégagés: ce sera la conclusion du présent chapitre.

CHAPITRE XV

Les variétés des deux modes respiratoires principaux.

La classification phylogénétique des Téléostéens nous montre que les groupes primitifs: Leptolepidae, Cypriniformes, Clupéiformes, sont représentés surtout par des formes nageuses et que les types de fond, chez lesquels les morphologistes ont remarqué surtout la forme du corps et la répartition des nageoires, n'apparaissent que plus tard, dans des groupes plus évolués. On considère donc, sans qu'il soit nécessaire d'insister sur ce point, que la vie sur le fond est secondaire par rapport à la vie en pleine eau, avec natation continue. La même conception se fait jour dans la sériation des formes réparties sur les petits rameaux de l'arbre généalogique des Téléostéens.

Dans le nombre trop restreint des formes que j'ai pu étudier en conditions normales d'existence, apparaissent quelques tronçons de séries plus ou moins indiqués, qui obéissent à la même règle. La série *Gasterosteus-Spinachia*-Lophobranches est démonstrative: *Gasterosteus*, forme de pleine eau, est encore du type I; chez *Spinachia*, se tenant plus près du fond, la membrane marginale de l'appareil branchiostège ne laisse plus, en fait d'orifice expiratoire, qu'un exutoire dorsal; les Lophobranches, poissons s'accrochant aux objets submergés, ont, à des degrés divers, un mode respiratoire du type II. Dans le groupe des Zéorhombides, *Zeus*, quoique de nage lourde, a un mode respiratoire beaucoup moins évolué dans la direction du type II que les Heterostomata vivant sur le fond. Parmi les Perciformes, les Labrides, poissons à nage paresseuse, ont un orifice expiratoire réduit, dorsal, tandis que la Perche est du type I. J'ai relevé antérieurement, à la fin de divers chapitres, ces concordances entre le fonctionnement de l'appareil respiratoire et les caractéristiques éthologiques des poissons choisis dans une même série naturelle.

Les autres formes étudiées se trouvent réparties isolément sur des rameaux dispersés de l'arbre généalogique; néanmoins, elles représentent des stades intéressants de l'évolution dont il est question, et on peut les

utiliser dans un but de comparaison, pour peu qu'on veuille considérer les adaptations présumées au point de vue global, abstraction faite des caractères particuliers aux phylums touchés. Là encore on relève les mêmes conclusions: les formes à natation intermittente et ralentie, à besoins respiratoires modérés, ont un rythme respiratoire en moyenne plus lent, des cavités branchiales relativement spacieuses, grâce au développement de l'appareil branchiostège, et des orifices expiratoires réduits.

On peut se demander dès lors s'il n'est pas possible de discerner parmi les étapes de cette adaptation éthologique des catégories assez tranchées pour acquérir une valeur pratique. Remarquons immédiatement que si l'on cherche un principe de division physiologique, on se bute à une grosse difficulté: il faudrait connaître les exigences en oxygène des formes considérées, les dimensions des constituants de leur appareil respiratoire, documents qui font défaut. Il faut donc se résoudre à essayer provisoirement une classification fondée presque exclusivement sur des caractères morphologiques.

Et comme, à ce point de vue, c'est le développement, la forme de l'appareil branchiostège qui paraît traduire le mieux, d'une façon simpliste, le degré de l'évolution considérée, je suggère d'utiliser, à titre d'essai, certaines de ses caractéristiques principales; je propose la classification suivante, sans me dissimuler le manque d'unité des catégories indiquées; telle qu'elle est, cette classification peut servir d'instrument de travail.

A) Formes à appareil branchiostège développé surtout en hauteur, présentant une voussure simple, uniforme (et partant des rayons squelettiques en ordre régulier); la marge n'est pas soudée à la peau claviculaire et glisse sur celle-ci, mais l'orifice expiratoire ordinaire est fortement réduit: il est ordinairement dorsal, quelquefois ventral.

Je rangerais dans cette catégorie: *Spinachia*, les Labrides, *Gobius*, *Ammodytes* et, avec quelque hésitation, *Blennius*.

B) La membrane branchiostège se dilate en bourse: elle présente une section verticale en U, ou même en N, par la formation d'un repli médial vertical lisse glissant sur la peau claviculaire; le ou les rayons squelettiques qui déterminent le pli ventral de la bourse sont plus robustes

et mûs par des extenseurs plus développés. Orifice expiratoire réduit, dorsal.

Ici se rangent *Cottus*, *Trigla*, *Trachinus*, *Zeus* et les Heterostomata.

c) Dans cette catégorie viennent les types extrêmes décrits au début du chapitre précédent: l'appareil branchiostège se développe en hauteur et surtout en longueur, de façon que la capacité de la chambre branchiale soit très accentuée proportionnellement aux lames respiratoires; la marge de la membrane tend à se souder au corps; quand cette soudure se réalise, le squelette de cette membrane tend à se réduire et la paroi branchiostège joue le rôle mécanique simple de la peau d'un soufflet. Orifice expiratoire dorsal.

Je rangerais ici *Lophius*, *Lepadogaster*, *Anguilla* et les Lophobranches.

Cet exercice achevé, on peut examiner si le mode respiratoire I se prête aussi à l'établissement de subdivisions. Il se caractérise morphologiquement, avons-nous vu, par des lames branchiales très développées, des cavités branchiales petites mais largement ouvertes en arrière, de façon qu'un courant d'eau, dû à la progression de l'animal, les traverse directement pendant la pause prolongeant l'inspiration. La comparaison de la Carpe au Saumon, au chapitre II, a montré deux variétés du type en question. Chez la Carpe le *m. hyohyoideus inferior* se présente principalement comme une large bandelette transversale qui réunit les rayons branchiostèges ventraux et reporte en arrière l'extrémité des fentes operculaires; chez le Saumon, ces fentes s'étendent très loin dans le sens rostral et le *m. hyohyoideus*, double, prend une direction longitudinale, s'accompagnant d'un croisement des deux tendons qui se fixent sur les hyoïdes: dispositions favorables à une expulsion plus rapide de l'eau branchiale à l'expiration.

On pourrait se demander si cette différence est fondamentale, si les deux variétés ainsi distinguées caractérisent deux phylums séparés et, dans ce cas, quelle est la disposition la plus ancienne. Le système croisé, observé chez des formes primitives comme *Salmo*, *Clupea*, *Amia*, s'associe, chez le Saumon, à une forme du squelette branchiostège qui rappelle, plus que chez la généralité des poissons, les plaques gulaires

nombreuses de Téléostomes anciens. Par contre, à en juger par le développement ontogénique du muscle hyohyoïdien, qui provient d'un muscle transversal réunissant d'abord les deux hyoïdes, il apparaîtrait que la forme initiale du muscle en question doit avoir été celle d'une bande transversale. Mais Dietz fait valoir contre cette hypothèse que dans divers groupes évolués où le muscle se présente transversal, on rencontre des formes à muscles croisés: tels *Molva* à côté de *Gadus*, *Trigla* à côté de *Cottus* et *Rhombus* à côté de *Pleuronectes*; la structure transversale serait pour lui une simplification secondaire, un arrêt de développement, tout au moins chez les Acanthoptérygiens.

Il semble donc que la solution du problème phylogénétique doive rester douteuse. Mais ce doute ne gêne pas notre recherche, qui est d'ordre fonctionnel, et dans laquelle une convergence acquiert autant de valeur démonstrative, sinon plus, qu'une structure ancestrale. Ce qui importe ici, c'est la coïncidence ordinaire de la disposition croisée avec une expiration plus facile et celle de la disposition transversale avec une diminution de la fente expiratoire; elle suffirait pour assurer à ce caractère morphologique la valeur d'un critérium éthologique. Mais le cas d'un Gadide est venu nous montrer que cette coexistence n'est pas absolument constante: *Gadus pollachius* (fig. 54), avec de larges fentes expiratoires, possède des muscles hyohyoïdiens inférieurs longitudinaux, d'ailleurs relativement peu puissants, et à insertions directes. Il s'agit ici, il est vrai, d'une espèce appartenant à un groupe de formes vivant près du fond.

Quoi qu'il en soit de cette correction éventuelle, je crois qu'on peut, en manière de procédé d'investigation, diviser les représentants du mode respiratoire I en deux catégories:

a) Les premiers, nageurs émérites et de surface, à respiration très active, ont des fentes expiratoires très longues dans la direction rostrale; ordinairement, les muscles hyohyoïdiens médians ont des insertions hyoïdiennes croisées, celle de gauche étant la plus ventrale: Saumons, Clupéides;

b) Plus ou moins en opposition avec les premiers, se groupent des formes, comme les Cyprinides, les Gadides, qui ont une nage moins puis-

sante, qui se tiennent souvent plus près des fonds et qui présentent des fentes expiratoires réduites du côté ventral par le développement en travers du muscle hyohyoideus inférieur.

CHAPITRE XVI

Les Téléostéens fouisseurs.

Parmi les formes précédemment décrites, il en est quelques-unes qui présentent l'habitude très particulière de s'enfouir dans le sable du fond et qui arrivent à créer dans la masse imprégnée d'eau un courant suffisant à leur respiration. La plupart cherchent alors à maintenir leur bouche libre, à fleur du sol, ainsi que les yeux, et l'eau expirée se crée une voie plus ou moins directe dans la couche superficielle; l'Equille, qui s'enfonce plus profondément, exécute, pour se caler dans des conditions spéciales, des manœuvres relativement compliquées que j'ai décrites au chapitre X. Les mouvements respiratoires, gênés par la pression extérieure, se ralentissent dans une mesure qui varie avec les cas observés.

Cette habitude extraordinaire nécessite des accoutumances particulières: tout d'abord une extrême modération des réflexes, si manifestes chez la plupart des poissons, surtout chez les formes de pleine eau, qui s'expriment par des réactions violentes de crachements, lors de l'introduction de grains de sable dans la cavité buccale; elle exige aussi des manœuvres coordonnées pour réaliser l'enfouissement du poisson dans le substratum.

J'ai décrit les aspects mécaniques de ces manœuvres pour chaque cas rencontré, aussi soigneusement que possible. L'Equille et l'Anguille s'enfouissent par un procédé qui ne diffère pas des mouvements de la natation: l'Equille, notamment, sans se poser, pique obliquement dans le sable et continue dans la masse semi-fluide ses ondulations de nage, en avant ou en arrière, avec un résultat qui surprend au premier abord. On peut remarquer que les deux formes susdites possèdent un museau à menton proéminent, qui paraît en harmonie avec cette pénétration rapide. Nous avons vu que la Plie emploie, dans une certaine mesure, le procédé

par locomotion lente, conjointement avec celui qui caractérise la catégorie suivante.

Les autres poissons signalés s'enfoncent sur place, par la décomposition des manœuvres natatoires en deux systèmes opposés, dont les composantes horizontales s'annulent (*Gobius*, *Cottus*, *Callionymus*), soit (*Trachinus*) en faisant intervenir la résistance du museau. En schématisant suffisamment le problème, on ne voit en tout cela que des mouvements natatoires modifiés, amplification de ceux qu'auraient exécutés des formes immobiles sur le fond, pour se tapir mieux sur un substratum plus dur.

C'est qu'il y a parmi les formes sessiles des espèces, comme *Blenius*, qui, sans s'enfouir spontanément, s'immobilisent dès que leurs nageoires pectorales sont chargées de sable, et se laissent ensuite recouvrir à peu près complètement, ne cherchant à se dégager que dans la mesure où leurs mouvements respiratoires deviennent trop gênés. Ce sont les précurseurs des poissons qui s'enfouissent sur place, et les pratiques de ceux-ci peuvent se considérer comme l'aboutissement des progrès graduels d'une propriété fréquente parmi les poissons de la zone intercotidale.

Et cette adaptation, avantageuse pour le déguisement des formes favorisées, pour leur résistance en cas de mise à sec à mer basse, ne se traduit par aucune modification apparente des organes. Nouvel exemple, pourrait-on dire, de « préadaptation ». Mais analysons les choses de plus près. L'acquisition de nouvelles habitudes, de nouveaux systèmes de réflexes, nécessite la formation de nouvelles voies nerveuses, transformation morphologique aussi précise et aussi importante, malgré qu'elle reste inaperçue, que celle d'un organe extérieur frappant l'attention. Cette transformation nécessaire de neurones a-t-elle devancé le besoin de la fonction nouvelle, par des mutations fortuites sur lesquelles a joué la sélection naturelle? Il est bien difficile de répondre affirmativement à semblable question.

Informons-nous — la méthode n'est pas irréprochable — si la formation des voies réflexes au cours de l'ontogénèse ne peut nous fournir quelque indication sur les phénomènes phylogénétiques.

On remarque, au moment où les voies nerveuses se constituent, que

les dendrites et l'axon des neuroblastes croissent chacun dans la direction convenable, avec une précision qui fait admettre l'existence d'une excitation émanant de l'élément avec lequel le prolongement doit se mettre en communication. Pour expliquer le fait, Cajal parle d'un chemotaxis; Ariens Kappers suggère la thèse du neurobiotaxis: ce ne sont là que des tentatives bien provisoires; mais elles attestent la signification du phénomène. En considérant les neurones des centres d'association, qui doivent donner les communications assurant l'exercice des nouvelles habitudes, on voit donc des voies nerveuses se constituer sous l'action d'excitations extérieures — et cela avant que leur emploi répété en ait diminué la résistance et facilité le fonctionnement (Bahnung, routage).

Je ne crois pas qu'il soit absurde de se demander si le même mécanisme ne joue pas dans la série phylogénétique des organismes. J'incline à admettre que l'action continue d'une stimulation périphérique efficace s'exerçant sur les représentants de générations successives peut, dans certains cas comme celui-ci, fixer définitivement une modification dans la lignée. Et dans ce domaine, je ne vois pas intervenir de préadaptation.

Je sais fort bien que les tendances qui dominent actuellement en biologie ne sont pas favorables à semblable conception, prise dans son acception générale. Mais je sais aussi, pour avoir assisté pendant une période déjà longue au développement de nos sciences, que la progression en suit une marche pendulaire; que périodiquement, après avoir considéré les phénomènes sous un angle déterminé et tiré tout le parti possible d'une attitude, les expérimentateurs changent de point de vue et repartent pour une nouvelle moisson de faits en s'inspirant de la théorie autrefois délaissée et reprise désormais sous une forme retouchée.

DEUXIEME PARTIE

AMPHIBIENS

CHAPITRE XVII

Les manœuvres respiratoires de *Xenopus*.

J'ai eu l'occasion, au milieu de l'été 1929, d'acquérir quelques exemplaires de *Xenopus laevis* et j'ai constaté chez cet Anoure à caractères archaïques non seulement une respiration bucco-pharyngienne aquatique, analogue à celle des Tritons vivant sous l'eau, mais encore un mécanisme de ventilation pulmonaire exceptionnel chez un Amphibien: une aspiration pulmonaire directe, narines ouvertes, par expansion de la cavité abdominale. Il m'a fallu une observation de longue durée pour comprendre le mécanisme de ce mode de respiration, tout différent de celui qui m'était familier; d'autant plus qu'on ne peut le reconnaître et l'analyser que chez un *Xenopus* qui respire sans trouble, dans un milieu qui lui est devenu familier.

D'autre part, j'ai dû renoncer à inscrire, au moyen des appareils enregistreurs qui m'avaient servi jusque-là, de graphique des mouvements à étudier: la peau de *Xenopus* est tellement glissante, qu'il m'a paru impossible de maintenir immobile, sans le blesser, un animal qui, d'ailleurs, s'agite désespérément et sans répit. Une anesthésie modérée, aussi, abolissait les manœuvres d'une respiration aérienne. J'ai donc dû m'en tenir à l'observation directe.

1. Respiration bucco-pharyngienne aquatique.

Chez le *Xenopus* immergé, généralement à plat sur le fond de l'aquarium, s'observe une respiration bucco-pharyngienne.

La manœuvre d'expiration, brusque, projette par chaque narine, qui se resserre légèrement, un jeu d'eau qui peut jaillir dans le liquide ambiant à deux centimètres de distance. Il est dû en grande partie à un relèvement très faible de la région tout à fait distale du plancher buccal: il semble que ce relèvement soit le résultat de la seule contraction d'un

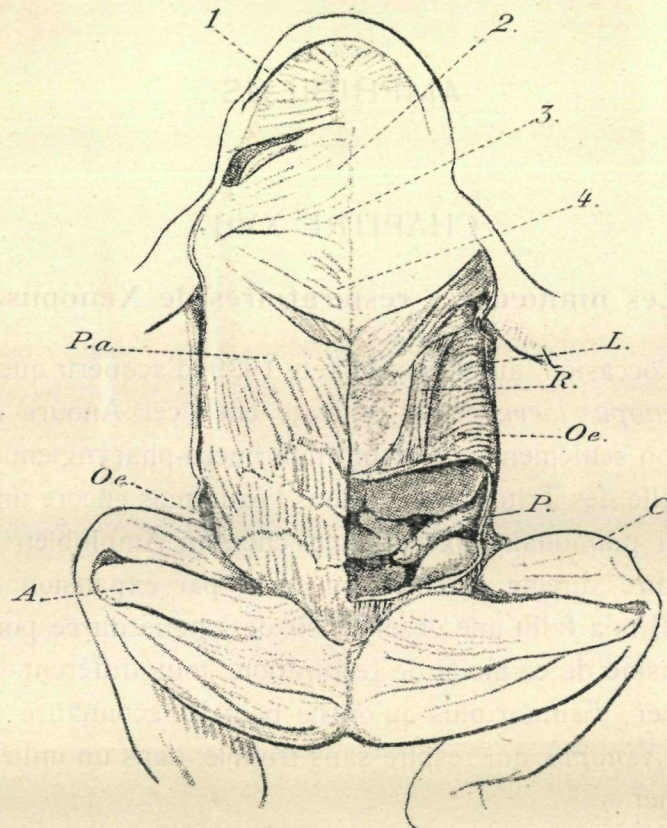


FIG. 60. — *Xenopus laevis*. Musculature ventrale et cavité abdominale.

- | | |
|----------------------------------|--|
| A., m. adductor magnus; | R., m. rectus abdominis; |
| C., m. cruralis; | 1., m. submaxillaris; |
| L., m. latissimus dorsi; | 2., m. coraco-radialis; |
| Oe., m. obliquus externus; | 3., m. pectoralis, portio epicoracoidea; |
| P.a., m. pectoralis abdominalis; | 4., m. pectoralis, portio sternalis. |
| P., poumon; | |

muscle submaxillaire assez particulier de forme (fig. 60) qui rapproche les deux branches de la mandibule, en relevant l'articulation du menton, tout en abaissant légèrement les articulations de la mâchoire inférieure.

— L'examen à la loupe ne permet pas de distinguer un relèvement quelconque de la partie moyenne ou postérieure de la région médiane du plancher buccal. L'immobilité des flancs de l'animal permet aussi d'affirmer que la manœuvre inspiratoire ne comporte pas de déplacement horizontal du larynx.

D'autre part intervient dans cette expiration une contraction de la paroi latérale de chaque cavité nasale, qui se traduit extérieurement par un affaissement brusque de la région située entre l'œil et la narine.

A cette expiration brusque fait suite une inspiration beaucoup plus lente. J'ai vu, à la température de 25°, les mouvements respiratoires en question se succéder assez régulièrement au rythme de 45-55 à la minute.

Ils correspondent à des renouvellements partiels du contenu de la cavité bucco-pharyngienne. Celle-ci est, en effet, remplie d'eau, comme on peut s'en assurer en l'ouvrant de force, sous l'eau. D'ailleurs, rien que la position horizontale, à plat, du *Xenopus* coulé à fond indique qu'aucune collection gazeuse, qui serait contenue dans la cavité buccale, ne tend à relever la tête par rapport aux flancs. Et encore, l'ouverture de la bouche, au moment de la saisie des proies, montre de façon plus naturelle et plus démonstrative encore que la cavité buccale est, sous l'eau, complètement remplie de liquide ⁽¹⁾. Il existe donc chez le *Xenopus* une

⁽¹⁾ Le *Xenopus*, fait assez exceptionnel chez les Anoures, happe et avale ses proies sous l'eau. Le happement se fait par une inspiration brusque, comme chez les Téléostéens; et l'eau aspirée en même temps que la proie, un petit Lombric par exemple, est expulsée par les côtés de la fente buccale, de même que des grains de terre, tandis que la mandibule et le plancher buccal malaxent la portion engloutie de la proie et travaillent à sa déglutition. Les doigts effilés aident un peu à l'ingestion de la partie encore libre du lombric, mais leurs mouvements répétés d'adduction servent surtout au nettoyage de la proie.

Ces mains, si curieuses et dont la position en supination constante est extraordinaire, servent aussi à l'animal, dans mes aquariums, à remuer, grâce aux remous produit par des mouvements rapides d'adduction, les détritiques amassés au fond dans les coins et à en faire lever les petites proies telles que les Daphnies.

Et l'engloutissement d'une Daphnie, qu'on peut voir se répéter deux ou trois fois par minute pendant toute une heure, quand on immerge dans l'aquarium un nuage de ces Cladocères, éclaire curieusement et la question du régime alimentaire de *Xenopus* et le mécanisme du happement des proies. L'Amphibien se jette violemment, bouche grande ouverte, sur la petite proie qui passe au-dessus de ses yeux et absorbe avec elle une quantité considérable d'eau.

respiration bucco-pharyngienne aquatique, aux manœuvres relativement rapides, qui n'a pas été signalée encore, à ma connaissance, et qui est le seul exemple connu chez un Anoure adulte. C'est là un caractère archaïque, propre à *Xenopus* et aux Urodèles.

2. *Passage de la respiration aquatique à la respiration aérienne.*

De temps en temps, après des intervalles qui varient avec le degré de tranquillité de l'animal, et qui atteignent quelquefois une heure, le *Xenopus* vient respirer à la surface de l'eau.

Dans le cas où la montée se fait sans hâte, on voit l'animal, qui était couché à plat sur le fond, étendre les membres postérieurs, relever le corps à 30° environ et rester ainsi un certain temps: ce redressement n'est pas le fait d'une intervention des membres, mais le résultat d'un déplacement vers l'avant du contenu pulmonaire, par contraction musculaire.

Il n'y a pas, avant ou pendant la montée, d'expiration dans la cavité buccale d'air pulmonaire qui aiderait au mouvement de bascule du corps et préparerait le passage à la respiration aérienne, en remplaçant préalablement par de l'air l'eau contenue dans la cavité bucco-pharyngienne. Ce point m'est démontré par nombre d'observations, notamment la suivante: J'ai vu l'un de mes sujets, fort excité par les mouvements de l'observateur qui vient distribuer des lombrics, nager cinq ou six fois jusqu'à la surface et la quitter immédiatement, souvent sans même avoir ouvert les narines, pour revenir au fond reprendre sa position à plat. Or, deux fois, à la descente, il rencontre une proie qu'il saisit, manœuvre qui permet de constater que la cavité buccale ne renfermait pas d'air.

Ce n'est donc pas par une expiration d'air pulmonaire que s'expulse l'eau de la cavité buccale, mais par un relèvement du plancher que je ne suis pas parvenu à constater directement, en raison de la mobilité de l'animal. Il est possible de vérifier, d'autre part, que ce plancher, malgré l'absence d'une langue épaisse, peut venir en contact avec la voûte de la cavité; et bien plus, si l'on ouvre de force la bouche d'un *Xenopus*, on constate que la muqueuse du fond de la cavité peut se soulever fortement sous la poussée du liquide contenu dans les sacs lymphatiques sous-jacents et former des saillies tout autour du larynx: il est

permis d'en inférer que ce mécanisme est susceptible d'intervenir normalement, dans une certaine mesure, dans l'expulsion de l'eau buccale.

Donc, le *Xenopus*, qui atteint la surface de l'eau grâce aux mouvements natatoires de ses membres postérieurs, y arrive sans que de l'air pulmonaire ait passé dans la cavité bucco-pharyngienne. Dès que l'animal a émergé son museau, s'observe un mouvement d'inspiration qui introduit dans la cavité buccale une petite quantité d'air, permettant au *Xenopus* de rester, sans effort natatoire, flotter verticalement au ras de l'eau. Puis, dans les cas ordinaires, trois autres manœuvres d'inspiration, un peu particulières, amènent successivement à des niveaux plus bas le plancher buccal, dont surtout la partie antérieure s'abaisse pour former une voussure sous le menton; ces manœuvres sont particulières en ce sens qu'elles se composent chacune de trois ou quatre oscillations très rapides de ventilation, le point du plancher que l'on considère balançant autour de positions d'équilibre, à niveau brusquement abaissé. Ainsi s'accroît le contenu buccal aérien, qui en trois fois soulève hors de l'eau le museau jusque derrière les yeux.

La série des manœuvres que je viens de décrire est susceptible de beaucoup varier; notamment diverses opérations: l'amplification progressive du contenu buccal, la production d'une voussure permanente du plancher sous le menton, ne s'observent pas quand la hauteur de l'eau dans l'aquarium est telle que le *Xenopus* peut maintenir son museau émergé en se soutenant par l'appui de ses pieds sur le fond.

Puis s'observent des manœuvres rythmiques particulières, qui n'ont qu'un rapport indirect avec la respiration aérienne: les pulsations des cavités nasales, dont il a été question plus haut à propos de la respiration aquatique. Dans des conditions de tranquillité complète, chez l'animal dressé sur ses pattes, on peut les voir s'effectuer, régulières, pendant deux minutes après l'émersion du museau. Et à chaque contraction de la région nasale, on voit le ménisque concave formé par l'eau occupant l'orifice rétréci de la narine devenir convexe et une toute petite quantité d'eau nasale fluer sur la surface de la peau, dans le creux situé postérieurement.

La manœuvre, répétée rythmiquement, comporte donc, comme résultat

le plus apparent, l'expulsion d'une certaine quantité d'eau, contenue dans les conduits nasaux, ou plutôt en arrière de ceux-ci, car les régions nasales reviennent, après chaque pulsation, à leur forme ordinaire et, partant, les cavités sous-jacentes à leur volume initial. — Quelle peut être la signification de cette manœuvre? Je me figure qu'elle correspond à l'expulsion des dernières quantités d'eau contenues dans la cavité buccale et accumulées dans les régions déclives de celle-ci, c'est-à-dire au fond du gosier, près de la glotte fermée.

Cette opinion m'est suggérée par le développement des gouttières nasales qui, de chaque côté du palais, unissent l'angle externe de la choane à la région voisine de l'orifice commun des trompes d'Eustache

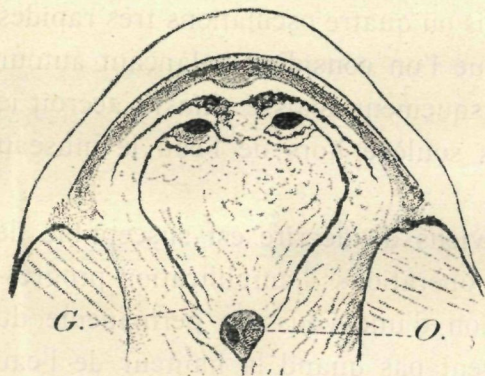


FIG. 61. — *Xenopus*. Palais.

G., gouttière nasale;

O., orifice commun des trompes d'Eustache.

(fig. 61). Chaque gouttière, née dans cette région où doivent s'accumuler les petites portions d'eau éventuellement non expulsées par le relèvement du plancher buccal, se creuse de plus en plus vers l'avant, entre les protubérances du palais, et vient, avec une profondeur de près d'un millimètre, se confondre dans la chambre choanale avec l'espace compris entre les deux lèvres de l'isthme médian des chambres nasales.

J'incline donc à croire que le jeu rythmique des poches nasales latérales détermine une aspiration de l'eau restée au fond de la bouche, tout contre la fente glottique, qui va devoir s'ouvrir pour la ventilation pulmonaire. Et cette opinion trouve, à mon sens, une confirmation inattendue dans la comparaison de la structure observée chez *Xenopus* avec le peu de développement des mêmes gouttières chez les Tritons, où celles-ci, très courtes, ne se prolongent pas, en arrière, au delà de la limite antérieure

de la saillie que détermine l'œil sur le plan du palais. Il faut considérer, en effet, que le Triton, qui est venu à la surface remplir d'air sa cavité buccale, replonge, la tête en bas, avant de refouler cet air dans les poumons et que, dans cette position renversée, le résidu d'eau se localise près des choanes.

3. *Respiration bucco-pharyngienne aérienne.*

Mais ces manœuvres nasales se trouvent interrompues de temps en temps, après une trentaine de pulsations, par des mouvements de ventilation buccale. Les narines s'ouvrent complètement par un déplacement vers l'avant de leurs bords antérieurs, qui découvre l'origine de la chambre nasale principale et établit un large conduit vers la cavité buccale. Il se produit alors une manœuvre de ventilation buccale, généralement double, par le balancement de la région antérieure du plancher buccal (comme dans la respiration aquatique), le menton se relevant un peu à chaque inspiration, pendant que l'orifice des narines se rétrécit légèrement.

Il y a là indication d'une respiration aérienne bucco-pharyngienne : on ne peut guère, en effet, considérer cette manœuvre comme un renouvellement partiel d'un mélange d'air provenant à la fois d'une expiration pulmonaire initiale, à laquelle se serait ajoutée une certaine quantité d'air frais ; car, nous l'avons vu, il n'y a pas eu, avant la première inspiration buccale, d'émission d'air pulmonaire dans la cavité buccale.

D'autres fois, dans d'autres circonstances, il peut se faire qu'entre les manœuvres de ventilation pulmonaire, que je décrirai plus loin, s'intercalent périodiquement des séries d'oscillations rapides du plancher buccal, narines largement ouvertes. C'est alors surtout la région médiale et postérieure du plancher buccal qui balance ; et la coexistence de secousses des flancs, médiocres et synchrones de ces mouvements du plancher buccal, indique que la région postérieure, laryngienne, participe aussi, par des déplacements horizontaux, aux manœuvres de la ventilation. — Ces balancements sont rapides, de l'ordre du 150° de seconde, et se succèdent par groupes de cinq ou six, séparés par des pauses, en petites séries intercalées entre les manœuvres pulmonaires. — Il y a là une autre forme, périodique et fugace aussi, de respira-

tion bucco-pharyngienne ; mais ici elle prend plus le caractère d'une simple ventilation du vestibule précédant les poumons.

4. *Ventilation pulmonaire.*

Et ensuite chez notre animal, dressé tranquillement sur ses pattes, surviennent, après une centaine de pulsations nasales, que nous avons vues s'interrompre, à trois reprises par exemple, par des mouvements de ventilation buccale, une série de mouvements correspondant à la ventilation pulmonaire.

Chacune de ces manœuvres débute par une expiration, relativement courte, pendant laquelle de l'air pulmonaire s'échappe directement par les narines ouvertes. Puis survient une inspiration, buccale et pulmonaire à la fois, les narines grandes ouvertes, au cours de laquelle de l'air extérieur pénètre directement dans les poumons. C'est là un phénomène tout à fait exceptionnel, inattendu, chez un Amphibien.

Pour en comprendre le mécanisme, il faut se reporter à des dispositions anatomiques, musculaires surtout, qui sont particulières à *Xenopus* et aux Aglosses.

Maurer ⁽¹⁾ a déjà signalé, en décrivant la musculature abdominale de *Xenopus*, que ventralement, les fibres du *m. pectoralis abdominalis*, qui courent à peu près parallèlement à celles du *m. rectus abdominis*, s'étalent dans le sens caudal beaucoup plus loin que chez *Rana* ⁽²⁾. De même, la musculature ordinaire dorsale est recouverte par une couche très développée, constituant le *m. latissimus dorsi*, dont les fibres les plus ventrales viennent presque rejoindre le bord externe du *m. pectoralis abdominalis*. Dans le faible intervalle triangulaire compris entre les deux muscles apparaissent de faibles portions de l'*obliquus externus*, qui, d'après Maurer, forme une lame musculaire d'une seule venue, entre l'origine du membre antérieur et celle du membre postérieur. Il recouvre le *transversus*, qui apparaît derrière le bord caudal du dit *obliquus externus*.

Ainsi donc, ajoute Maurer (p. 259), le *m. pectoralis* et le *latissimus*

⁽¹⁾ F. MAURER, Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien (*Morphologisches Jahrbuch*, Bd. 22, 1895, p. 248, et Taf. VII, fig. 10, 11, 12).

⁽²⁾ Il y a, sous ce rapport, une légère différence entre la fig. 12 de MAURER et ce que j'ai constaté chez l'exemplaire, mâle, que j'ai dessiné ci-contre.

dorsi se présentent chez *Xenopus* comme de grandes lames s'étendant en arrière jusqu'au bassin ; cette extension n'est pas en rapport avec un développement particulier des membres antérieurs, avec le rôle qu'on peut leur attribuer dans les mouvements de la paroi abdominale ; on peut inférer, ajoute-t-il, du développement des membres postérieurs que l'animal exécute des sauts ou des manœuvres de fouissement ou de natation puissants, à l'occasion desquels devient indispensable une forte tension de la paroi latérale du ventre.

En cela, Maurer n'a aperçu, à mon sens, qu'un aspect de la spécialisation considérée : le renforcement de la tension longitudinale de la paroi latérale de l'abdomen ; une autre caractéristique, plus importante, se marque immédiatement chez *Pipa*, autre Aglosse, où les dispositions particulières des muscles abdominaux sont encore plus accentuées.

Chez *Pipa* ⁽¹⁾, on voit (fig. 62) le *m. rectus abdominis* s'insérer postérieurement sur presque toute la longueur du fémur. De même le *m. pectoralis abdominalis* (*Pa*), qui, partant de l'humérus, forme dans le sens longitudinal une longue lame triangulaire, dont l'extrémité caudale s'attache, pour une faible part, à une aire tendineuse losangique médiane et, pour la plus grande partie, sur presque toute la longueur du fémur, que les fibres atteignent en contournant le *m. cruralis* et en passant entre ce muscle et le *m. adductor magnus*, qu'elles divisent en deux chefs à son insertion fémorale ⁽²⁾.

Les descriptions précédentes et les deux figures 62 et 60 font immédiatement apparaître une disposition caractéristique de cette musculature abdominale : les muscles longitudinaux, au lieu de s'insérer, postérieurement, sur le bassin, s'attachent, ventralement et dorsalement, sur une portion proximale plus ou moins étendue du fémur, au point que le

⁽¹⁾ Cette musculature a été étudiée d'abord par C. MAYER, Beiträge zur einer anatomischen Monographie der Rana pipa (*Verhandlungen der K. Leop. Carol. Akad. der Naturforscher*, Bd. IV, 1825, p. 534) ; puis par F. E. BEDDARD, On some points in the Anatomy of *Pipa americana* (*Proceedings Zoolog. Soc. London*, 1895, p. 833).

⁽²⁾ Le *m. transversus*, du côté ventral, double intérieurement le *m. pectoralis abdominalis* et se soude postérieurement avec lui, à peu près au niveau de la limite antérieure de l'*obliquus externus*.

m. cruralis, qui est franchi par une sorte d'arcade tendineuse, passe partiellement dans la cavité abdominale: pour un quart chez *Xenopus*, pour plus de la moitié chez *Pipa*. Cette disposition, qui donne à l'abdomen des Aglosses sa forme carrée frappante, a une conséquence importante au

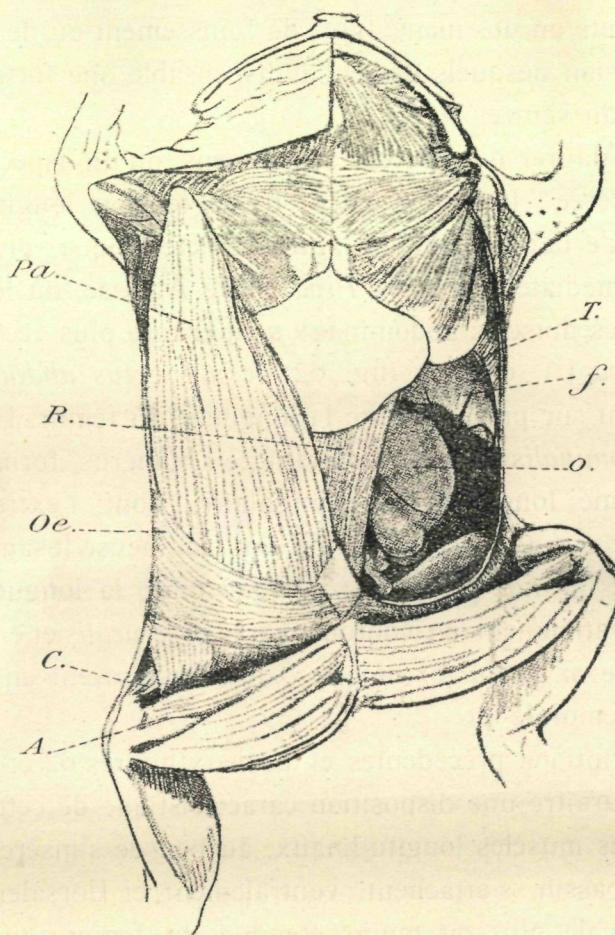


FIG. 62. — *Pipa americana*. Musculature ventrale; à gauche, cavité abdominale partiellement ouverte.

- | | |
|----------------------------|---|
| A., m. adductor magnus; | P.a., m. pectoralis abdominalis (obliquus |
| C., m. cruralis; | externus, de C. Mayer); |
| f., foie; | R., m. rectus abdominis; |
| Oe., m. obliquus externus; | I., m. transversus. |
| O., œsophage; | |

point de vue respiratoire: l'extension des membres postérieurs, que nous avons vu adopter par le *Xenopus* venant respirer à la surface, entraîne,

dans la mesure où elle s'accompagne de la tension des muscles longitudinaux de l'abdomen, un accroissement notable de la capacité abdominale. Il ressort immédiatement de la comparaison des deux moitiés de la fig. 62 que l'espace occupé par le poumon est plus grand en extension de la

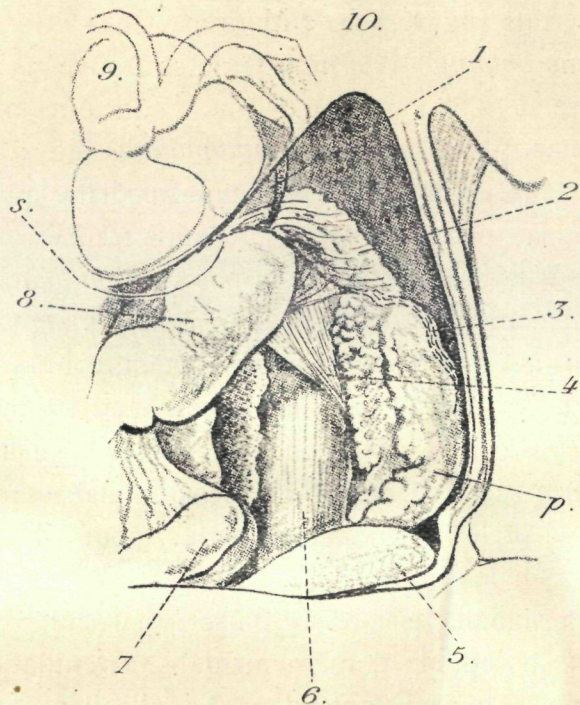


FIG. 63. — *Xenopus laevis*.

Moitié gauche de la cavité abdominale, après enlèvement de la paroi ventrale. Le lobe gauche du foie a été enlevé, après section du double feuillet péritonéal qui s'insère sur son bord postéro-externe (3); l'oesophage et l'estomac ont été rejetés vers la gauche, d'où traction sur une portion de ce diaphragme, qui vient recouvrir partiellement la partie antérieure du m. pulmonum proprius (4).

- | | |
|---|--|
| 1., larynx; | 8., œsophage; |
| 2., partie proximale du poumon gauche; | 9., cœur; |
| 3., section du diaphragme transversal; insertion sur le foie, le poumon et l'œsophage; | 10., partie antérieure de la cavité abdominale, occupée par le sommet du lobe gauche du foie enlevé; |
| 4., m. pulmonum proprius; | p., poumon; |
| 5., portion abdominale du muscle crural; | s., projection du bord postérieur du sternum cartilagineux. |
| 6., m. gluteus; | |
| 7., extrémité de l'intestin moyen et intestin terminal; plus en avant, testicule et corps de Wolff; | |

cuisse qu'en flexion; il est également visible sur la fig. 60, que l'extension du membre postérieur peut contribuer à l'inspiration pulmonaire.

Mais la compréhension de la ventilation pulmonaire chez les Aglosses réclame d'autres détails anatomiques. Comme muscles essentiellement expirateurs apparaissent immédiatement, chez *Xenopus*, le transversus et l'obliquus externus (figure 11 de Maurer). Chez *Pipa*, le muscle que Beddard dénomme *obliquus externus* ⁽¹⁾ ne se trouve représenté qu'à la région postérieure de l'abdomen, par une bandelette très mince, qui recouvre ventralement le *m. pectoralis abdominalis* (fig. 61). Il naît là de la symphyse pubienne et de l'aire losangique médiane qui sert partiellement d'attache au *m. pectoral*; il croise ensuite transversalement ce pectoral et, passant sur la face dorsale de la paroi abdominale, s'étale dans le sens céphalique en un large éventail que je ne distingue pas, sur mon exemplaire, du *m. transversus*; une autre portion, courant d'abord transversalement, se divise ensuite en deux lames, dont l'antérieure part sur le *m. iliacus externus* pour s'insérer sur la région coccygienne, tandis que l'autre, postérieure, se recourbe dans le sens caudal, autour du *m. cruralis*, entre celui-ci et le *m. gluteus magnus*, pour aller s'insérer, avec l'*iliacus externus*, sur le fémur.

Et il reste à signaler encore un muscle, particulier semble-t-il aux Aglosses, qui est susceptible d'intervenir dans la ventilation pulmonaire, et dont nous devons tenir compte dans l'explication des phénomènes extérieurs observés chez mes exemplaires de *Xenopus*: c'est celui que C. Mayer a signalé autrefois (1825) chez *Pipa* en lui donnant le nom de *m. pulmonum proprius*, et que Beddard (1895) a décrit attentivement chez *Pipa* et chez *Xenopus* ⁽²⁾.

Chez *Pipa* ⁽³⁾, ce muscle, qui fait partie de la paroi dorsale de l'abdomen, prend naissance par un chef étroit sur le fémur, à côté du bord

⁽¹⁾ Il n'entre pas dans le cadre de mon travail de discuter cette dénomination; je remarque seulement que ce muscle, figuré sans dénomination par MAYER, est plus superficiel que le *pectoralis*, tandis que le muscle du même nom, chez *Xenopus*, est recouvert par ce dernier.

⁽²⁾ F. E. BEDDARD, On the diaphragm and the muscular anatomy of *Xenopus* (*Proceed. Zool. Soc. London*, 1895, p. 845).

⁽³⁾ Voir BEDDARD, fig. 1, p. 830.

du *m. rectus femoris*; il court d'abord parallèlement à celui-ci, puis s'étale vers l'avant en un large éventail, dont la partie latérale, une lame mince, s'insère sur la région dorsale du poumon, le long d'une ligne qui comprend une bonne portion de la soudure de ce poumon à la paroi abdominale. La portion principale de l'éventail, cependant, plus médiale, s'arrête sur l'attache du foie et sur la région dorsale de l'œsophage, tout le long de l'origine dorsale de la lame mésentérique que Beddard décrit sous le nom de diaphragme.

Chez *Xenopus*, le muscle du même nom ⁽¹⁾ a une origine beaucoup plus antérieure, du côté externe de la région antérieure du *m. glutaeus*; il fournit quelques fibres à l'insertion du poumon, lequel reste libre dans la cavité abdominale postérieure, et n'est attaché tout d'abord qu'à l'anneau par lequel il traverse le diaphragme péritonéal (fig. 63 ci-contre).

Il résulte de ces premières données que ce muscle n'est pas, comme l'avancait C. Mayer, un muscle dilatant le poumon et servant à l'inspiration: au contraire, on voit, en admettant le fémur fixé, qu'il peut exercer une traction vers l'arrière sur l'ensemble de l'œsophage, du foie et de la paroi dorsale du poumon; il en résulte un retrait général de la paroi antérieure de la cavité abdominale principale et une compression de la plupart des organes abdominaux aidant à l'expiration, de même qu'à la foulée du sang abdominal vers le cœur.

Mais (fig. 63 ci-contre), en avant du diaphragme transversal dont il a été question se trouve un grand diverticule dorsal de la cavité célo-mique, occupé par le sommet du lobe hépatique et par la région proximale du poumon. Et il apparaît de la sorte que la contraction du *m. pulmonum proprius* doit s'accompagner, chez le *Xenopus* dont la glotte est fermée, d'un autre phénomène: la migration d'air de la partie postérieure du poumon vers sa région antérieure. Or, nous avons vu que chez l'animal immergé, immédiatement avec la montée, le corps, d'abord à plat sur le fond, se relève de 30° environ; cette manœuvre s'effectue malgré l'extension des membres postérieurs, qui tendrait, semble-t-il tout d'abord, à agrandir la partie postérieure de la cavité abdominale et à produire un

⁽¹⁾ Voir BEDDARD, figures 1 et 2, pp. 842 et 843.

effet inverse. Nous trouvons donc en ce redressement la preuve de la contraction du muscle considéré, au moment où l'animal va nager vers la surface.

Il va de soi que le rôle de ce muscle morphologiquement important ne se borne pas à semblable intervention dans la montée natatoire vers la surface. Tout porte à croire que la même manœuvre se reproduira chez le sujet flottant, l'aidant à se maintenir dans une position plus verticale. Bien plus: l'insertion du muscle sur une région très étendue du diaphragme abdominal indique que sa contraction contribue, dès que la glotte est ouverte, à l'expiration pulmonaire; tandis que son relâchement, pour autant qu'il coïncide avec la manœuvre inspiratrice, facilite le remplissage de la partie distale du poumon. Tout porte à croire que c'est ainsi qu'il intervient dans la ventilation pulmonaire: comme muscle expirateur.

Ces données anatomiques éclairent la signification des phénomènes, observables chez le vivant, de la ventilation pulmonaire.

Cette ventilation, au cours de laquelle l'air passe et repasse par le conduit principal des narines, dont l'orifice externe est complètement ouvert, débute par une expiration et comporte des groupes égaux, plus ou moins longs, qui comprennent chacun un même nombre de manœuvres oscillatoires élémentaires d'expiration et d'aspiration, et qui sont séparés par des pauses, pendant lesquelles ne s'observent, conduits nasaux aériens fermés, que des mouvements rythmiques et lents des narines aquatiques.

Chaque manœuvre expiratoire se marque à la fois:

Et par un relèvement du plancher buccal, qui s'accuse non seulement par l'aplatissement de la région antéro-médiane (comme dans la respiration aquatique), mais aussi par deux creux latéro-postérieurs indiquant une intervention sérieuse de la musculature hyoïdienne;

Et par un resserrement général des flancs, plus ou moins accentué, qui peut atteindre dorsalement la région antérieure de l'iliaque, et qui est dû aux muscles à direction plus ou moins transversale, dont nous avons cité les principaux;

Et aussi par un relèvement de l'appareil sternal, qui comprime la région antérieure de la cavité abdominale; ce relèvement est opéré sans doute principalement par les portions sternale et épico-racoïdienne

du *m. pectoralis*; la traction sur les parties rigides du sternum se marque par l'apparition d'un creux triangulaire dans la région postérieure du sternum osseux, en avant de la plaque cartilagineuse, qui obéit moins en raison de la résistance des organes abdominaux sous-jacents.

Cette manœuvre expiratoire complexe étant une phase active, l'inspiration, de son côté, est pour beaucoup le résultat passif du retour élastique des organes à leur équilibre antérieur. Et l'on comprend qu'intervienne ici particulièrement la tension des muscles longitudinaux de la paroi abdominale et que cette tension soit d'autant plus efficace que l'insertion postérieure des muscles se trouve écartée de la ligne médiane par son extension le long du fémur.

La durée de la phase inspiratoire est plus longue que l'expiration.

Les manœuvres de la ventilation pulmonaire sont sujettes à variation. Au cours d'une même émergence non troublée, les groupes d'oscillations qui se succèdent avec intercalation de pauses sont égaux, ainsi que les pauses; mais les durées respectives de ces groupes et de ces pauses peuvent grandement varier d'une émergence à l'autre. Les variations de ce genre paraissent dépendre beaucoup de la durée de l'immersion précédente et de l'agitation de l'animal. — L'amplitude des mouvements aussi peut être très différente pour des émergences diverses; d'autre part, j'ai vu, dans une même série de groupes d'oscillations, cette amplitude augmenter dans les groupes successifs, et d'autre part le même animal, en l'espace d'une heure, à l'occasion d'émergences successives, rester à la surface le temps d'effectuer des groupes d'oscillations ainsi croissantes, dont le nombre variait de quatre à dix.

Dans les manœuvres d'assez grande amplitude, comme celles que j'ai décrites ci-dessus, les mouvements d'un balancement buccal marchent exactement de pair avec ceux de la ventilation pulmonaire : un abaissement actif notable du plancher buccal, particulièrement, coïncide avec le gonflement de la cavité abdominale. Mais d'autres fois où la ventilation est moins active, le début de l'expiration pulmonaire peut déterminer un affaissement passif du plancher buccal, suivi d'un relèvement actif, lequel est coupé par l'abaissement actif coïncidant avec l'inspiration pulmonaire;

les oscillations du plancher buccal présentent alors un rythme plus rapide que celui de l'abdomen.

Il est une autre variation intéressante des éléments de la ventilation pulmonaire. Pour en donner une idée, je vais rapporter une observation particulière, qui aura l'avantage de décrire un cas concret typique. Un *Xenopus*, incliné dans l'eau et s'appuyant uniquement sur les ongles internes — de telle sorte que le changement de son inclinaison et la variation de la faible émergence de son museau révèlent immédiatement les variations de la quantité d'air contenue dans son appareil respiratoire — présente, pendant un quart d'heure que dure son émergence, des groupes très réguliers et très régulièrement espacés de 8-9 balancements rapides du plancher buccal, avec narines complètement ouvertes. Ces mouvements s'accompagnent d'oscillations synchrones des flancs, indices d'une ventilation pulmonaire modérée. Au cours de chaque groupe de mouvements, on voit l'émergence du museau s'accroître, et l'on peut constater un gonflement progressif de la région abdominale latéro-postérieure: il y a donc accroissement de la quantité d'air pulmonaire (j'estime cet accroissement à $1/3$ de centimètre cube). Et, à la dernière oscillation du groupe, immédiatement avant la fermeture des conduits aériens, survient un réenfoncement du museau jusqu'au niveau du début: donc une perte d'air, et d'air pulmonaire, car on constate une légère constriction de la région abdominale latéro-postérieure. Cette expiration est arrêtée par la fermeture des conduits nasaux aériens (¹).

Fin de la respiration aérienne; plongée.

De semblable manière survient, soit à la fin d'une série de manœuvres ventilatoires, soit isolément, — ce qui est plus démonstratif, — une expiration purement abdominale, qui permettra une plongée brusque de l'animal. Et alors, simultanément, se présente non une contraction expiratoire du plancher buccal, mais un gonflement général, mou d'allure,

(¹) Et alors commence une série de 4-5 mouvements lents des cavités nasales latérales, avec chaque fois une légère émission d'eau, occupant la pause qui précède le groupe suivant de mouvements de ventilation pulmonaire. Cette alternance peut se noter comme suit: pppppppp.n.n.n.n.pppp..... On trouverait d'autres séries comme: ppp.n.n.n.n.n.n.n.n.pp.n.n.....

passif, signalant la hausse de pression buccale accompagnant le passage de l'air pulmonaire expulsé. Et le plancher revient ensuite à sa position d'équilibre, d'un mouvement lent d'allure élastique.

Lorsque la plongée se fait tranquillement, on ne voit pas l'animal lâcher de bulle d'air, avant d'aller reprendre, à plat sur le fond, les manœuvres de sa respiration aquatique, au cours de laquelle sa cavité bucco-pharyngienne ne contient pas d'air: on peut en inférer que, dans semblable cas, l'air buccal a été expulsé entièrement par une dernière contraction buccale. D'autres fois, l'animal effrayé plonge en lâchant une bulle d'air, achevant ainsi sous l'eau la manœuvre d'expiration aérienne qui sera suivie de la réinspiration de liquide.

CHAPITRE XVIII

Le mode respiratoire de « *Xenopus* » comparé à celui des autres Amphibiens.

Il ressort de la description qui précède que l'Anoure *Xenopus* nous offre des manœuvres respiratoires très particulières: une respiration bucco-pharyngienne aquatique d'allure archaïque, connue seulement chez les formes larvaires et chez les Urodèles adultes; d'autre part, un mode de ventilation pulmonaire singulier, tout à fait inattendu. Quelle place prend ce complexe de procédés dans l'ensemble de l'évolution des modes respiratoires des Amphibiens? Pour résoudre ce problème, il faut revoir ce que mes élèves et moi avons établi de l'évolution générale des modes respiratoires aériens chez les Amphibiens.

1. Le mode respiratoire des Tritons.

Parmi les formes qui nous furent accessibles avant de connaître *Xenopus*, c'est chez les Tritons que nous avons rencontré le mode de respiration aérienne le plus archaïque: la respiration buccale est, chez l'adulte, à la fois aquatique et aérienne, et la manœuvre, commune aux deux cas, se rattache sans intermédiaire à celle qui s'observe pendant la période de la vie larvaire où existent des fentes branchiales; d'autre part, la ventilation pulmonaire peut se ramener à la manœuvre de happement

d'air qui a dû exister en premier lieu chez les ancêtres aquatiques du groupe. Ce sont donc les Tritons que je considérerai en premier lieu dans cet essai de reconstitution de l'évolution de la respiration aérienne des Amphibiens; et j'en examinerai les manœuvres au cours de la vie larvaire et chez l'adulte.

Chez la larve de Triton munie de branchies externes, l'abaissement du plancher buccal, la rétraction du larynx et l'élargissement transversal de la cavité bucco-pharyngienne déterminent une inspiration d'eau par les narines, quelquefois aussi par la bouche entr'ouverte; et l'expiration, plus énergique, expulse de l'eau par les fentes branchiales, aussi par la bouche, la mandibule se trouvant passivement abaissée par l'accroissement de la pression buccale, au début du relèvement du plancher. — Ces manœuvres favorisent une respiration qui a son siège et dans la paroi de la cavité bucco-pharyngienne et dans les branchies; ces dernières, d'ailleurs ciliées, subissent, en outre, de petits balancements rythmiques dus aux pulsations cardiaques, qui se combinent avec des oscillations plus amples, résultant de leur projection en avant par chaque manœuvre expiratoire.

Ces mouvements respiratoires sont du modèle de ceux que nous avons étudiés chez les Poissons. La restriction et l'occlusion des fentes branchiales qui surviennent plus tard dans l'évolution du Triton déterminent de grands changements dans le courant respiratoire, mais n'entraînent pas de modifications sensibles dans les manœuvres considérées: les mouvements de la respiration aquatique de l'adulte sont de même nature que ceux de la larve; le rythme en est seulement beaucoup plus lent, en raison de la restriction des détroits (les narines) par où doit passer le courant d'eau, servant cette fois à une respiration buccale.

Je n'ai pas eu l'occasion d'observer de forme, telle qu'*Amphiuma*, *Menopoma*, où l'adulte conserve des rudiments de fentes branchiales. Mais j'ai pu étudier un *Triton punctatus* chez lequel des fentes branchiales ont persisté près d'un an après la disparition des branchies; ces fentes étaient devenues inutilisables aussi bien pour la respiration aquatique que pendant le séjour du Triton hors de l'eau. Il est permis de supposer que semblables orifices rudimentaires ont peu d'importance, chez

les Urodèles Dérotrèmes, sur l'allure du mécanisme de la respiration buccale.

Respiration buccale aquatique chez Batrachus maximus.

La présence, à l'Aquarium de Bruxelles, d'un bel exemplaire de la grande Salamandre du Japon m'a permis de faire des observations qui trouvent leur place ici.

J'ai vu notamment les manœuvres de la respiration buccale, sous l'eau, s'espacer à des intervalles variables, d'une durée d'une à cinq ou même six minutes. Comme chez nos Tritons, chacune de ces manœuvres, ainsi isolées, débute par une expiration, où le plancher buccal se soulève, expulsant de l'eau par les narines et surtout par la fente buccale, parce que la pression, qui naît assez brusquement dans la cavité buccale, fait s'abaisser la mandibule. — Puis vient une inspiration, une rentrée d'eau, et par la fente buccale, qui n'a pas toujours eu le temps de se fermer, et ensuite par les narines; le plancher buccal revient, semble-t-il, surtout par élasticité, à sa position primitive, qui paraît correspondre à un équilibre stable, persistant pendant les longues pauses.

De temps en temps, toujours comme chez nos Tritons larvaires ou adultes, survient une sorte de grand bâillement: la bouche s'ouvrant très grande, avec un fort abaissement du plancher buccal, qui persiste quelque temps après le relèvement de la mandibule.

Respiration buccale aérienne chez les Tritons.

Lorsque, à l'époque de la disparition des branchies, la respiration bucco-pharyngienne devient aérienne chez le Triton qui sort de l'eau pour une longue période, les mouvements signalés précédemment restent les facteurs de la ventilation buccale; mais le travail de l'inspiration et de l'expiration devenant beaucoup plus faible, le rythme des manœuvres buccales peut s'accélérer considérablement, donner 120 balancements à la minute, et l'expiration n'entraîne plus l'abaissement de la mandibule: les narines seules servent à l'expiration. — Une nouveauté plus importante est que les manœuvres, en ce qu'elles ont de réflexe, doivent obéir à une excitation périphérique nouvelle ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ On peut trouver dans le mémoire de J. J. A. VANDEVELDE (p. 14) une courte description de l'apprentissage de la respiration aérienne buccale chez le jeune Triton.

Ventilation pulmonaire chez les Tritons.

Le Triton aquatique, larvaire ou adulte, vient de temps en temps happer de l'air à la surface, par une manœuvre difficile à observer dans tous ses éléments, mais qu'on peut reconstituer comme suit : Une expiration maximale, débutant au cours de la montée, expulse l'eau de la cavité buccale ⁽¹⁾ ; dès que le museau émerge, une longue aspiration, par la bouche et les narines, introduit dans la cavité buccale une quantité plus ou moins grande d'air, selon la durée de l'émersion ; puis, lors de la plongée, une contraction buccale, cette fois narines fermées, foule de l'air dans les poumons. J'ai vu chez *Batrachus* que maintes fois la totalité de l'air bucco-pharyngien passe ainsi dans les poumons ; souvent, d'autre part, et presque toujours chez les Tritons, un abaissement passif de la mandibule permet un échappement d'une partie du contenu buccal.

Le foulement de l'air bucco-pharyngien dans les sacs pulmonaires est ce qu'on appellera, chez les Amphibiens, « inspiration pulmonaire » ; cette opération, qui nécessite l'ouverture du larynx, est par cela même le signal de l'échappement d'une certaine quantité d'air pulmonaire, constamment comprimé par le tonus des muscles abdominaux : de sorte que les bulles que lâche ordinairement le Triton à sa plongée comportent un mélange d'air récemment aspiré dans la bouche et d'air expiré par les poumons.

Ce renouvellement d'une partie de l'air pulmonaire comporte ainsi, en plus que les mouvements de la simple respiration buccale, une aspiration fort allongée, une fermeture des narines, un jeu de la glotte coordonné avec les autres éléments de la manœuvre ; ces éléments surajoutés constituent une combinaison de mouvements dont la coordination a nécessité, chez la larve, un apprentissage assez long.

Car déjà à l'époque très précoce où apparaissent, encore irréguliers et intermittents, les mouvements de la respiration buccale aquatique, la larve de Triton commence à venir happer de l'air à la surface ; d'autre part, elle expulse des bulles d'air à l'occasion de certaines manœuvres d'expi-

⁽¹⁾ Chez *Batrachus maximus*, j'ai vu cette expulsion d'eau par les narines émergées former deux jets d'à peu près trois millimètres de haut.

ration d'eau, et les poumons se montrent ordinairement gonflés d'air. Il nous a été impossible de relever à ce moment les détails du mécanisme du remplissage des poumons, du foulement successif d'air par les contractions bucco-pharyngiennes encore intermittentes; mais on constate que ces manœuvres du foulement font passer de l'air dans le tube digestif, dont tout le trajet présente des bulles gazeuses intercalées au milieu des matières ingérées. Et non seulement ces manœuvres restent ainsi longtemps mal établies, mais il apparaît qu'elles ont été précédées d'essais plus infructueux encore, pendant lesquels l'air happé par la bouche stagnait dans la cavité bucco-pharyngienne et pouvait donc intervenir dans la respiration buccale.

Nous constatons ainsi que les mouvements respiratoires bucco-pharyngiens, dès leur première apparition, sont déjà utilisés pour le remplissage des poumons et, peut-on ajouter, pour une respiration pulmonaire ⁽¹⁾. Mais néanmoins nous pouvons distinguer successivement dans ces manœuvres, dont l'apparition est ramassée dans un espace de temps relativement court, un happement d'air capable d'aérer l'eau servant à la respiration bucco-pharyngienne et branchiale, puis des tentatives pour fouler de l'air dans les sacs annexés au tube digestif.

Les manœuvres du happement d'air par le Triton aquatique deviennent, chez le Triton terrestre, le mécanisme de la ventilation pulmonaire, avec la seule différence que l'aspiration s'y fait exclusivement par les narines. Nous en avons établi le graphique ci-contre (fig. 64).

Il débute par une aspiration buccale très longue et profonde (1-2), précédée d'un ralentissement et même d'un arrêt des oscillations buc-

⁽¹⁾ Certains naturalistes, il est vrai, tels CAMERANO (a) et BOAS (b), ont voulu que les poumons des larves d'Amphibiens soient, au début de leur existence, uniquement des organes « hydrostatiques ». Mais mon collaborateur J. J. A. VAN-DEVELDE a vu qu'une larve de Triton, isolée avant qu'elle ait pu remplir ses poumons, et empêchée artificiellement de venir à la surface par un écran de gaze, meurt en l'espace de trois à quatre jours dans une eau modérément aérée.

(a) L. CAMERANO, Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli Anfibi urodeli (*Anatom. Anzeiger*, Bd. 12, 1896); (b) J. E. V. BOAS, Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien (*Morphologisches Jahrbuch*, Bd. VII, 1881, p. 561).

cales; l'abaissement du plancher buccal est suivi, après ralentissement, d'une pause extraordinairement longue (2-3). Puis, annoncés par un claquement très net, surviennent (3) l'ouverture de la glotte et un abaissement brusque et relativement peu accentué du plancher buccal. C'est l'indice de l'expiration pulmonaire, qui est suivie immédiatement d'un relèvement rapide, actif cette fois, du plancher buccal; fait remarquable, celui-ci atteint finalement un niveau bien supérieur aux sommets des balancements de ventilation buccale; puis il revient d'un mouvement ralenti au niveau où s'établissent les oscillations buccales.

La manœuvre de fermeture des narines, qui se coordonne avec l'ouverture de la glotte, est remarquablement lente: elle commence dès le

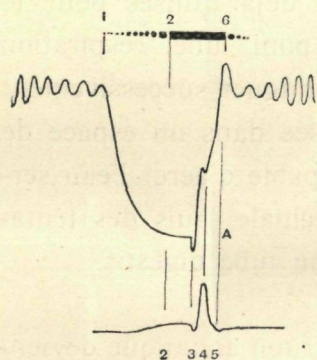


FIG. 64. — *Triton cristatus*. Diagramme des mouvements du plancher buccal (graphique linéaire principal), du jeu des narines (ligne supérieure) et de la pression pulmonaire (ligne inférieure).

- 1, commencement de l'aspiration et de la fermeture des narines;
- 2, achèvement de la fermeture des narines;
- 3, ouverture de la glotte;
- 4, ouverture de la bouche;
- 5, fermeture de la glotte;
- 6, début de l'ouverture des narines.

début de la phase d'aspiration et se trouve achevée au moment où le plancher buccal atteint son maximum d'abaissement: les conduits nasaux sont donc fermés au moment de l'expiration pulmonaire, et il n'y a pas de perte d'air au début de la ventilation pulmonaire, fait singulier chez les Amphibiens. — Le tracé conventionnel ci-contre (ligne supérieure) indique que l'ouverture débute un peu après que le plancher buccal a atteint son relèvement maximal et s'achève au cours des premiers balancements de la ventilation buccale, moins rapides et moins amples que les normaux.

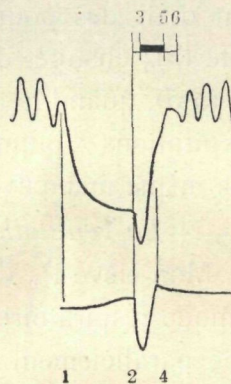
Le fait de la conservation, dans la cavité buccale, de tout l'air pulmonaire expiré (en 3) suscite immédiatement la remarque que, si un autre facteur n'intervient pas, la réinspiration, narines fermées (3-6), va nécessairement augmenter le contenu des poumons. Pour peu, en effet,

que la fermeture de la glotte corresponde, dans la phase de réinspiration, à une position du plancher buccal supérieur au niveau A de l'aspiration, — et cette fermeture de la glotte se passe effectivement en 5, — il y aura refoulement dans les poumons d'une quantité d'air plus grande que celle de l'air expiré. Et la répétition des manœuvres de ventilation pulmonaire conduira à un gonflement croissant et indéfini des poumons.

Mais, en fait, on voit la mandibule s'abaisser au cours de la phase de réinspiration (4) et permettre l'échappement, par un entrebaillement de la bouche, d'une certaine quantité d'air. Et c'est ainsi que la mandibule constitue la soupape de sûreté de la pompe foulante, dont l'abaissement, entr'ouvrant la bouche, assure l'échappement de l'air en excès;

FIG. 65. — Diagramme des mouvements respiratoires de la Salamandre, comportant la fermeture des narines (ligne supérieure), les mouvements du plancher buccal (graphique supérieur) et la pression pulmonaire (tracé inférieur).

- 1, commencement de l'aspiration;
- 2, ouverture de la glotte et commencement de la fermeture des narines;
- 3, narines complètement fermées;
- 4, fermeture de la glotte;
- 5, commencement de l'ouverture des narines;
- 6, les narines sont complètement ouvertes.



cet abaissement est passif et s'effectue automatiquement, dès que la pression bucco-pulmonaire atteint une hauteur déterminée par le tonus des muscles releveurs de la mandibule (1).

Or, l'écart entre le moment de l'ouverture de la bouche (4) et l'instant de la fermeture de la glotte (5) apparaît variable sur les inscriptions graphiques: la quantité d'air qui s'échappe par la bouche varie comparative-ment à celle de l'air aspiré et, selon le cas, la réinspiration pulmonaire se trouve inférieure ou supérieure à l'expiration. De l'interférence entre deux mécanismes probablement fort simples: l'abaissement passif de la man-

(1) Lorsque la glotte est fermée, dans les cas où elle se ferme avant la fin de la constriction buccale (6), le même mécanisme donne à l'air buccal comprimé une issue qu'il ne trouve pas par les conduits nasaux encore clos.

dibule par la pression intrabuccale et le moment de l'ouverture de la glotte, réflexe commandé vraisemblablement par la pression intrapulmonaire, résulte la possibilité d'une variation de volume des poumons.

Le type de ventilation pulmonaire des Tritons est, à ma connaissance, le plus archaïque du groupe des Amphibiens vivants. L'aspiration a conservé de son origine une amplitude excessive et l'allure d'une manœuvre démesurée, pénible et longue, peu fréquente d'ailleurs. En raison de l'inertie de la musculature des narines, la régulation entre l'inspiration et l'expiration pulmonaires s'obtient par un procédé peu spécialisé, de coordination rudimentaire. Il se produit à deux reprises, au cours d'une même manœuvre de ventilation pulmonaire, un échappement d'air des poumons: tout d'abord au moment de l'ouverture de la glotte (3); ensuite, dans beaucoup de cas, vers le milieu de la réinspiration (3-5), quand la bouche s'ouvre avant la réocclusion de la glotte: deux « expirations » pulmonaires, séparées par une « inspiration », au cours de la même manœuvre.

2. La ventilation pulmonaire chez *Salamandra*.

Mon élève P. Van der Linden vient récemment de décrire l'évolution du mode respiratoire chez la larve de *Salamandra maculosa*; elle se développe parallèlement à celle des Tritons (1).

Chez la Salamandre tachetée adulte, les mouvements de la ventilation buccale sont relativement rapides, au rythme de 120 par minute, avec des variations périodiques d'amplitude. A intervalles généralement éloignés surviennent, isolément, les manœuvres de ventilation pulmonaire.

Chacune de ces manœuvres (fig. 65) débute par une aspiration buccale considérable, à la fin de laquelle surviennent l'ouverture de la glotte (2), une expiration et une inspiration pulmonaires (2-4). — L'ouverture de la glotte — c'est là une différence importante d'avec le type des Tritons — s'effectue à un moment où les narines ne sont pas encore fermées et il se produit, dans l'intervalle 2-3, un échappement d'air qui

(1) P. VAN DER LINDEN, Le synchronisme cardiaque-respiratoire chez les larves d'Amphibiens (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique [Sciences]*, t. XVI, 1930, p. 1286).

conserve un certain équilibre dans la série des ventilations pulmonaires.

— Malgré l'inertie considérable des muscles occluseurs des narines, faibles et à contraction lente, le délai entre l'ouverture de la glotte et la fermeture des narines varie de façon à régler partiellement le gain ou la perte que subit le volume de l'air pulmonaire aux diverses manœuvres de ventilation : le graphique 66 montre, indirectement, une périodicité des variations du contenu pulmonaire.

Or, cette coordination réflexe nouvelle, qui amène l'ouverture de la glotte avant la fermeture des narines, semble constituer, au point de vue de la succession des phases de la respiration pulmonaire, la modification la plus importante qui apparaisse dans la série des Amphibiens plus évolués que les Tritons : elle amène, avons-nous dit, la suppression du second

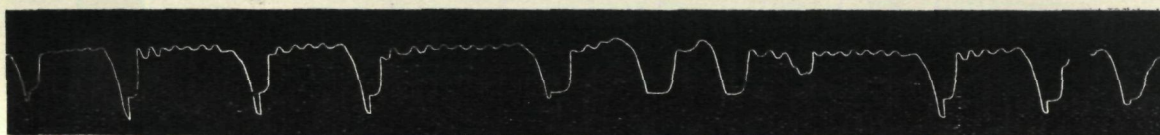


FIG. 66. — *Salamandra maculosa*.

Graphique des mouvements du plancher buccal. A lire de droite à gauche.

Variations de l'amplitude des expirations pulmonaires.

échappement d'air pulmonaire qui survenait au cours d'une même manœuvre respiratoire et une coordination plus simple du mode de brassage et de dosage de l'air foulé de la bouche dans les poumons. Et de plus, cette modification, en supprimant l'abaissement passif de la mandibule, permet, dans la suite de l'évolution, l'occlusion constante de la bouche pendant la respiration et rend possible le remplacement de l'occlusion des narines observée chez les Urodèles, par le mécanisme de Gaupp, plus précis, qui caractérise les Anoures.

3. La ventilation pulmonaire chez les Grenouilles, Crapauds et Rainette.

Chez les Anoures ordinaires, en effet, — j'entends les Grenouilles, Crapauds et Rainettes que nous avons étudiés, — la fermeture des narines ne se fait plus par la contraction lente de petits muscles nasaux, lisses, mais par le soulèvement des intermaxillaires, commandé par la contraction des muscles adducteurs de la mandibule. Il en résulte que cette

fermeture devient brusque et peut intervenir avec précision dans la régulation des gonflements et dégonflements pulmonaires. J'ai publié, dans mon premier mémoire sur les mouvements respiratoires de la Grenouille, des graphiques montrant le jeu des narines et l'importance pour la ventilation pulmonaire des variations du court espace compris entre l'ouverture de la glotte et la fermeture des narines (ordonnée 1 de la fig. 67).

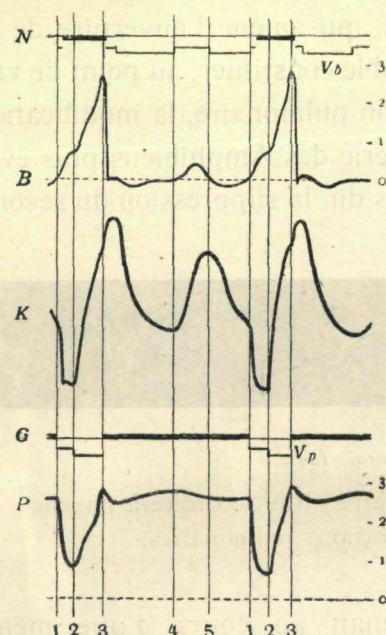


FIG. 67. — Diagramme des mouvements respiratoires chez la Grenouille.

- N. Ouverture et fermeture des narines;
- Vb. Ventilation bucco-pharyngienne;
- B. Pression bucco-pharyngienne (à droite, échelle en centimètres d'eau);
- K. Graphique des mouvements du plancher buccal;
- G. Ouverture et fermeture de la glotte;
- Vp. Ventilation pulmonaire;
- P. Pression pulmonaire (à droite, pression en centimètres d'eau).

Il résulte des concordances constatées dans l'évolution des manœuvres respiratoires chez les larves de Triton, de Crapaud et de Grenouille, ainsi que de la description de modes de respiration observés chez les adultes, que nous ne pouvons admettre pour la phylogénèse des manœuvres respiratoires des Amphibiens que l'ordre adopté dans les pages précédentes. Le mode primitif, caractéristique du groupe, comporte bien, comme agent de l'inspiration pulmonaire, une contraction des parois de la cavité bucco-pharyngienne, et non une aspiration abdominale. Le procédé que nous avons reconnu chez *Xenopus*, comme en témoignait déjà sa singularité, est une acquisition secondaire.

Les caractères de la respiration des Aglosses ainsi compris concordent avec les conclusions des phylogénéticiens concernant les relations

de ces Amphibiens: ils les considèrent comme les plus primitifs des Anoures actuels, tout en leur reconnaissant, à côté de caractères archaïques, comme de longues côtes, l'existence du nerf spinal I, deux spiracula chez le têtard, des caractères secondaires, tels l'absence de langue, le raccourcissement extrême de la colonne vertébrale.

CHAPITRE XIX

L'influence des mouvements respiratoires sur le rythme cardiaque chez les Amphibiens.

Nous venons d'observer, chez les larves d'Amphibiens, Anoures et Salamandre, une égale périodicité des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques, comme chez les Poissons. Mon élève P. Van der Linden en a donné une description soignée (voir fig. 68) ⁽¹⁾; mais je crois devoir ajouter à son exposé des considérations sur lesquelles il n'a pas eu l'occasion d'insister.

La figure 69, coupe sagittale d'un têtard de Pélobate, montre les rapports de l'appareil hyoïdien avec le cœur et fait comprendre immédiatement la possibilité d'une action des mouvements respiratoires sur la pression péricardique et la pulsation cardiaque, une régulation *a tergo* du synchronisme observé. D'autre part, il n'a pas été possible de déceler expérimentalement, chez le têtard déjà grand de Pélobate, une influence du cœur sur le rythme respiratoire ⁽²⁾: on peut se demander si semblable régulation par le cœur persiste chez des formes dérivées des Poissons où, pendant une période plus ou moins longue, initiale ou permanente, les branchies, parce qu'elles sont externes, ne sont pas soumises aux variations rythmiques de pression qui, chez les Poissons, collaborent avec le cœur à la propulsion du sang.

Je vois certains faits, cependant, indiquer la probabilité d'une régulation initiale des mouvements respiratoires par le cœur.

⁽¹⁾ P. VAN DER LINDEN, Le synchronisme cardiaque-respiratoire chez les larves d'Amphibiens (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 8 novembre 1930).

⁽²⁾ *Mémoire cité*, p. 1285.

L'activité rythmique du cœur précède l'apparition des mouvements respiratoires. Les diverses manœuvres élémentaires de ces mouvements s'organisent successivement et se coordonnent, en un temps assez long, comme si elles devaient s'apprendre par des tâtonnements et un exercice qui en améliore le jeu progressivement. Tout d'abord apparaissent chez

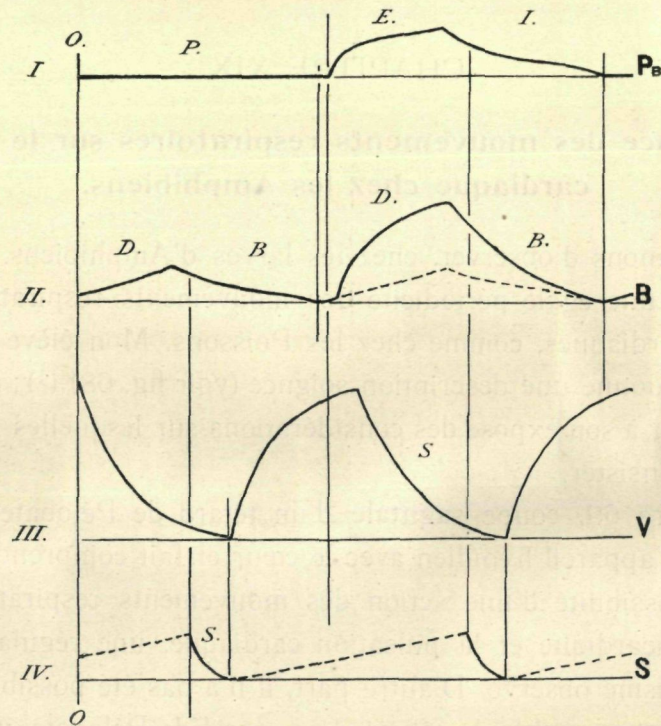


FIG. 68. — *Larve de Salamandre*. Schéma des éléments du synchronisme cardiaque-respiratoire (d'après P. Van der Linden).

Ligne I. — Graphique des balancements verticaux du plancher buccal :

P., pause; E., expiration; I., inspiration.

Ligne II. — Balancements horizontaux d'une branchie externe :

D., adduction; B., abduction.

Ligne III. — Pulsations ventriculaires : S., systole.

Ligne IV. — Pulsations du sinus venosus : S., systole.

la jeune larve à branchies externes des adductions brusques de ces branchies, de plus en plus amples, qui surviennent isolément, séparées par des pauses plus ou moins longues. Le fait que leur fréquence varie avec la température et la teneur en oxygène du milieu indique que ces mouve-

ments sont dominés par des centres respiratoires; le fait qu'ils se produisent à un moment, toujours le même, de la pulsation cardiaque, dont le rythme est antérieurement réglé, témoigne que cette pulsation fournit l'excitation réflexe initiale. D'autre part, ces adductions actives des bran-

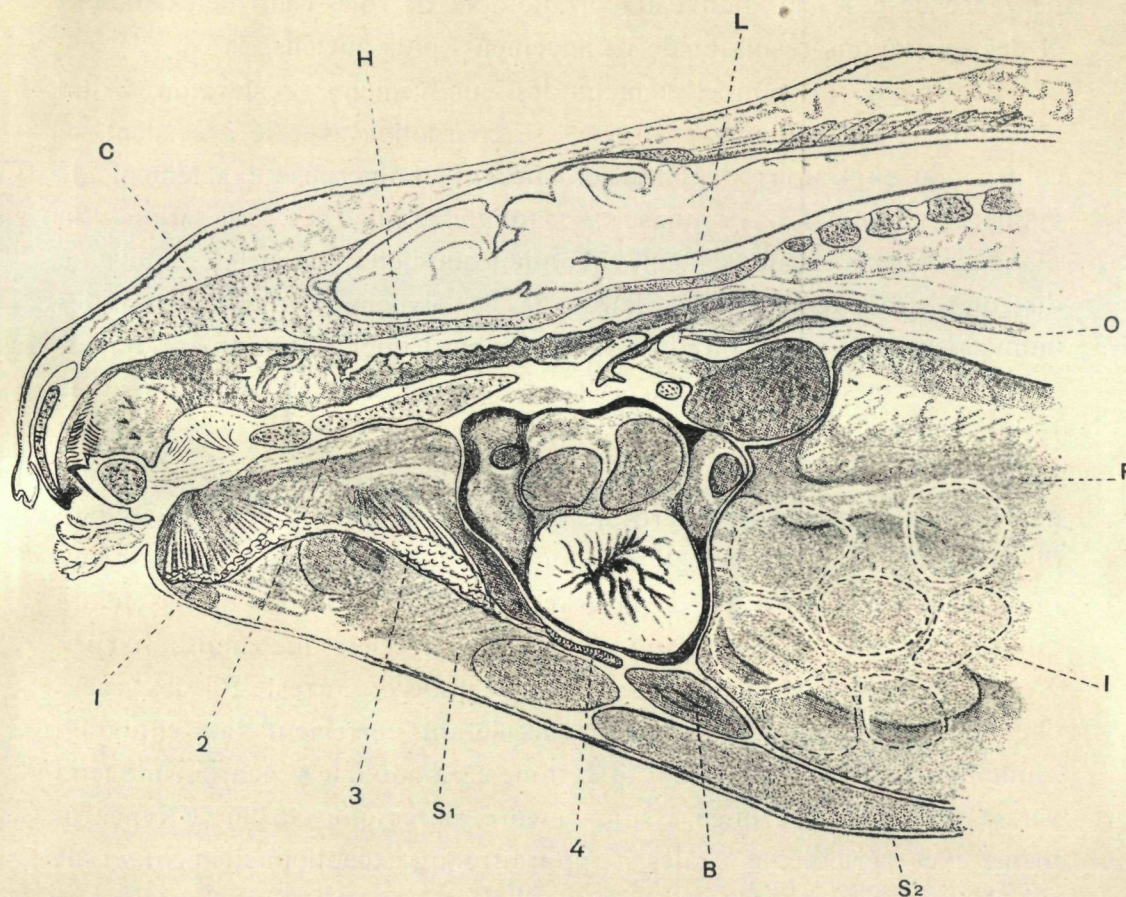


FIG. 69. — Têtard de *Pelobates fuscus*.

Coupe sagittale de la partie antérieure.

- | | |
|---|---|
| B., communication médiane des chambres branchiales; | O., oesophage; |
| C., choane droite; | S ₁ ., sinus lymphatique ventral et sa cloison médiane perforée; |
| F., foie et veine hépatique; | S ₂ ., sinus lymphatique abdominal; |
| H., hyoïde; | 1., m. submaxillaris; |
| I., contours des sections sagittales des anses de l'intestin, enlevées; | 2., m. geniohyoïdeus; |
| L., larynx; | 3., m. subhyoïdeus; |
| | 4., m. subbranchialis. |

chies externes sont précédées, dans le développement de la fonction respiratoire, par des balancements analogues, passifs, résultant du pouls sanguin; et, chose intéressante, chaque secousse active, dès l'apparition de ces éléments, des manœuvres respiratoires, se superpose exactement à l'élément correspondant d'un des mouvements passifs: la coordination nerveuse de ces actes nouveaux profite donc de voies centripètes établies et des excitations résultant de balancements plus anciens.

De même, un nouvel élément des mouvements respiratoires qui apparaît, se perfectionne ensuite et se coordonne avec le précédent, la contraction expiratoire du plancher buccal, se superpose exactement, de manière analogue, à la phase ascendante d'une des oscillations du plancher buccal et du système hyoïdien que déterminent les systoles et diastoles des oreillettes, solidaires de ce plancher. — Et, enfin, les mouvements de la mâchoire inférieure, d'abord faibles et non périodiques, s'organisent et se combinent avec les éléments précédents, toujours sur le rythme cardiaque.

Tout cela atteste l'existence, chez les jeunes larves, d'une régulation nerveuse des mouvements respiratoires par le cœur. Cette régulation disparaît-elle avec la respiration aquatique, quand les mouvements respiratoires aériens, en raison de la grande diminution du travail musculaire qu'ils comportent, prennent un rythme plus accéléré que celui du cœur? Ne tombe-t-elle que partiellement en désuétude et en reste-t-il des traces chez l'adulte, quand, l'excitation accélérant fortement la ventilation pulmonaire et secondairement le rythme cardiaque, le synchronisme tend vers 1/1? Je n'ai pu m'en assurer encore, parce que j'ai vu ce synchronisme avec périodicités égales n'apparaître qu'exceptionnellement et ne pas durer longtemps. Ce point est d'ailleurs provisoirement d'importance très secondaire.

Ce qui est fondamental, c'est de retrouver dans un autre groupe que les Poissons, un synchronisme cardiaque-respiratoire, jouant un rôle analogue au point de vue de la circulation sanguine et, d'autre part, desservi par un mécanisme fort différent. Comme chez les Poissons, on voit chez les larves d'Amphibiens, où les deux rythmes ont d'ailleurs une périodicité égale aussi, la phase inspiratoire correspondre avec l'afflux du sang dans les branchies: coïncidence qui est favorable à la circula-

tion artérielle pour les Têtards à branchies internes, mais dont on ne voit guère l'avantage dans le cas des branchies externes. Dans ce dernier cas, et chez l'adulte dépourvu de branchies, il ne reste en ligne que l'influence, certainement sérieuse, de certains mouvements respiratoires sur le retour au cœur du sang veineux.

Et là, contrairement à ce qui se passe chez les Poissons, où c'est le déplacement dans le sens caudal de la ceinture scapulaire qui, à l'inspiration, agit pour injecter du sang dans le sinus veineux et l'oreillette, c'est, chez les Amphibiens, où la ceinture se fixe en raison de la station de l'animal sur les membres, l'avancée de la plaque hyoïdienne, à l'expiration, qui produit une excitation analogue, et par succion. C'est dire que les deux synchronismes sont, sous le rapport de leurs mécanismes, des fonctions analogues et non homologues.

Chez les adultes à respiration buccale aérienne, il existe, a constaté P. Van der Linden, un synchronisme cardiaque-respiratoire, que j'avais prévu par l'examen des rapports anatomiques des organes. Au cours des manœuvres de la respiration bucco-pharyngienne, le larynx se trouve entraîné dans le sens rostral pendant l'expiration, de façon à diminuer le diamètre antéro-postérieur de la cavité buccale, et il reprend sa position primitive pendant la phase inspiratoire. Dans la manœuvre de ventilation pulmonaire, le mouvement de va-et-vient de l'hyoïde et du larynx prolonge et accentue le banlancement en question: son amplitude peut alors atteindre deux millimètres. — Or, ces oscillations, grandes et petites, influencent, comme le montre P. Van der Linden (1), la pression intrapéricardique, à la fois directement en raison des liaisons du larynx avec le péricarde et indirectement par l'intermédiaire du sinus lymphatique sternal, qui répartit sur toute la région auriculaire l'action alternativement comprimante et décomprimante du piston laryngien (2). Notamment,

(1) P. VAN DER LINDEN, Le synchronisme cardiaque-respiratoire chez la grenouille (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 1930).

(2) On trouvera dans les mémoires cités des figures, concernant *Rana*, qui montrent les rapports de l'appareil hyoïdien avec le cœur; j'ajoute (fig. 70) une esquisse, empruntée à mes notes, d'une coupe sagittale de *Hyla arborea* ♂, montrant le volume considérable du larynx chez cette forme; accessoirement, le dessin comporte la poche vocale, gonflée.

le déplacement de celui-ci dans le sens rostral, en agrandissant la cavité péricardique, attire du sang veineux dans l'oreillette et le sinus veineux; on voit en conséquence l'accélération des mouvements respiratoires ou la plus grande fréquence des balancements plus amples de ventilation pulmonaire entraîner, à la suite d'un afflux plus copieux de sang au cœur, une accélération du rythme cardiaque.

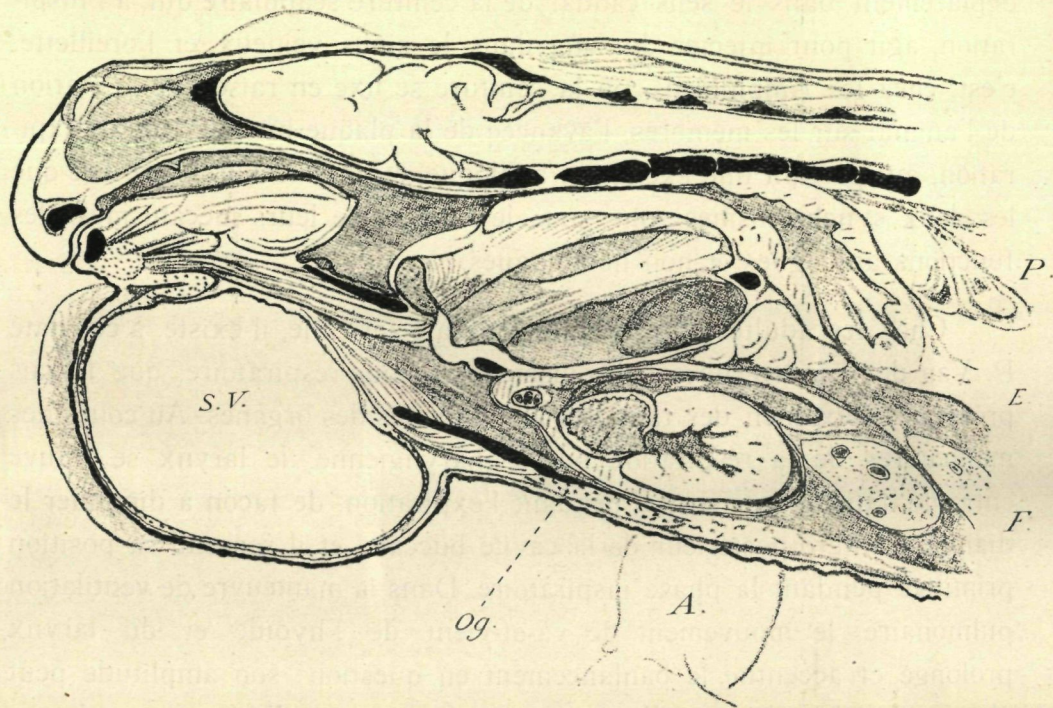


FIG. 70. — *Hyla arborea*. Coupe sagittale de la partie antérieure.

A.,	patte antérieure droite;	Og.,	oreillette gauche coupée;
E.,	estomac;	P.,	poumon droit;
F.,	deux lobules du foie et, en avant, veine hépatique;	S.V.,	sac vocal

Et, conséquence plus particulière: ici comme chez les Poissons, les dilatations répétées du sinus venosus constituent pour cet organe musculaire une excitation qui paraît provoquer ses systoles, à intervalles réguliers. Le rythme respiratoire étant ordinairement plus rapide que le rythme cardiaque, on voit les pulsations du cœur survenir en des moments précis et constants dans la série des mouvements respiratoires: un synchronisme analogue à celui que j'ai signalé en dernier lieu chez les

Poissons, où chaque pulsation cardiaque se trouve avoir une durée égale à celle d'un nombre entier de mouvements respiratoires; ce nombre change avec la température et avec l'amplitude des déplacements du larynx; nous l'avons vu varier de 6 à 1, tout en restant d'ailleurs constant, pendant des heures, dans des conditions expérimentales invariées.

Il ne paraît point, d'autre part, comme je l'ai dit plus haut, qu'il existe chez les Anoures adultes une régulation du synchronisme par le rythme cardiaque; il est difficile, d'ailleurs, de comprendre comment un élément déterminé d'une pulsation cardiaque influencerait le rythme de toute une série de mouvements respiratoires consécutifs.

J'ai dit déjà que le synchronisme des Amphibiens et des Poissons, en raison de ses mécanismes différents, peut être considéré comme le résultat d'une convergence, sous l'action d'exigences semblables; il n'en est que plus intéressant pour le physiologiste. Un rapprochement s'impose. Nous avons suggéré que le ralentissement du rythme cardiaque chez les Poissons souvent immobiles avait entraîné chez ces formes une adaptation des organes conduisant à l'allongement de la période respiratoire. Nous voyons chez les Amphibiens, au cours de l'ontogénèse, le rythme respiratoire s'accélérer, quand la respiration bucco-pharyngienne devient aérienne: le synchronisme adopte la forme $1/n$, qu'a corrigée la phylogénie des poissons. On peut donner deux raisons de l'accommodement différent chez les Amphibiens: le rythme cardiaque ne pouvait guère s'accélérer dans la mesure du rythme respiratoire et, ce qui serait une confirmation inattendue de notre hypothèse, la résistance branchiale, que nous avons admise être la cause déterminante du synchronisme pur des Poissons, a disparu avec la vie aquatique.

TROISIÈME PARTIE

COMPARAISON DU MODE RESPIRATOIRE DES AMPHIBIENS AVEC CELUI DE DIVERS POISSONS A RESPIRATION AÉRIENNE

CHAPITRE XX

Divers cas de respiration aérienne chez les Téléostéens.

On connaît parmi les Téléostéens un certain nombre de formes plus ou moins adaptées à la respiration aérienne, capables de vivre dans des eaux pauvres en oxygène, grâce à de l'air happé à la surface, ou même de supporter la dessiccation des eaux croupissantes, ou de quitter leur milieu aquatique pour gagner d'autres mares voisines. On cite parmi les types les mieux observés, *Periophthalmus*, qui court à mer basse sur la boue humide de la mangrove; et au nombre des poissons d'eau douce, des Siluriens comme *Clarias* et *Saccobranhus*, les Labyrinthides (*Anabas*, *Macropus*), *Ophiocephalus*, un Symbranchiforme: *Amphipnous*; chez ces formes, la respiration branchiale peut même devenir insuffisante. A côté d'un système branchial plus ou moins réduit, servent à la respiration aérienne des organes particuliers: des diverticules dorsaux ou de la cavité pharyngienne (*Ophiocephalus*, *Periophthalmus*, *Amphipnous*), ou des

chambres branchiales, dans lesquels se logent quelquefois des expansions dorsales de certains arcs branchiaux modifiés (¹).

Il est difficile d'admettre, avec M. Rauther, que ces formations assez diverses, constatées dans des groupes que les systématiciens classiques dispersent dans des phylums assez éloignés, soient homologues au sens strict du terme, et des réminiscences d'une seule forme primitive; il est plus probable qu'elles sont polyphylétiques et marquent une convergence en rapport avec des exigences éthologiques semblables. A ce titre, elles ont une valeur démonstrative au point de vue de l'adaptation propre aux conditions d'existence considérées.

Des observateurs assez nombreux ont décrit soigneusement la structure, souvent compliquée, des organes de la respiration aérienne, cherché dans leur vascularisation l'explication de leur rôle présumé, montré par des expériences (tels Henninger, Das) l'importance de leur fonction; mais ils ne paraissent pas s'être assez préoccupés du mécanisme de la ventilation: ils ont assigné à l'air respiratoire un trajet qui paraissait s'imposer par la considération de la structure des organes; mais ils ont souvent négligé de rechercher les causes, compressions ou décompressions, qui devaient mettre cet air en mouvement.

J'ai pu observer quelques petits exemplaires de *Macropus viridiauratus* Lacep. et d'*Osphromenus gourami* Lacep. et me faire une opinion sur le mécanisme de leur respiration aérienne. Les deux formes ne m'ont pas paru différer sensiblement l'une de l'autre; je m'en tiendrai, pour simplification, à *Osphromenus*.

1. Structure de l'appareil labyrinthique chez *Osphromenus*.

Je n'insisterai pas sur la structure de l'appareil labyrinthique de ce poisson, analogue aux bonnes descriptions, accompagnées de figures un

(¹) Voir notamment: M. RAUTHER, Die akcessorischen Atmungsorgane der Knochenfische (*Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie*, 1910).

B. K. DAS, The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of the development of their air-breathing organs (*Phil. Transactions Roy. Soc.*, London, vol. 216, 1927).

peu petites, qui se trouvent dans le mémoire de Henninger ⁽¹⁾. On peut se représenter le diagramme de la forme compliquée d'une poche aérienne, en se figurant qu'elle naît comme une évagination de la cavité branchiale, partant des parages de l'articulation de l'hypobranchial et de l'épibranchial de l'arc I; cette évagination se développe sans encombre dans le

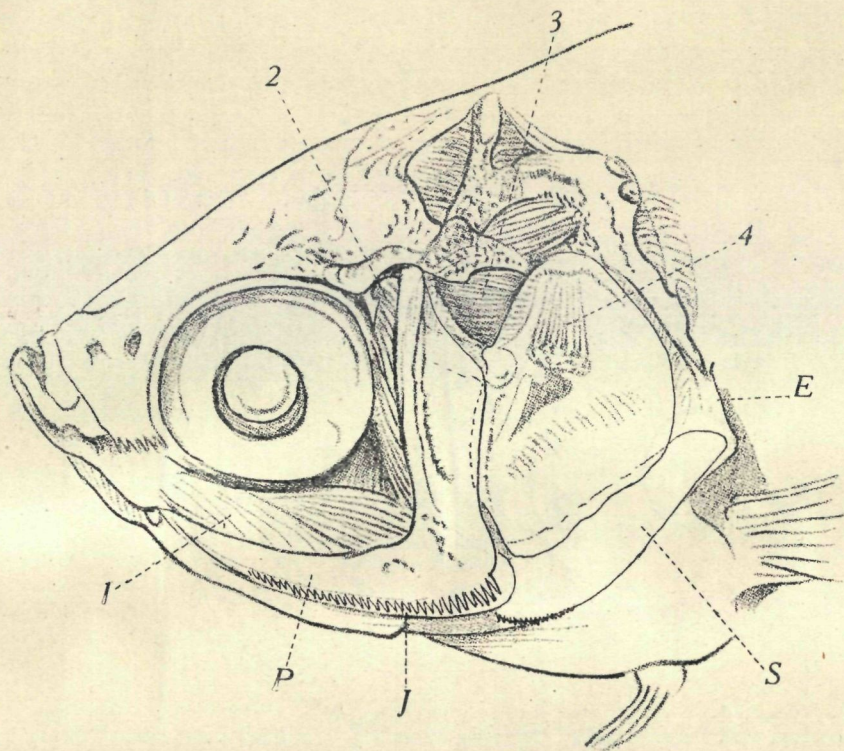


FIG. 71. — *Osphromenus*.

Tête de profil, après enlèvement de la peau et des os suborbitaires.

- | | |
|-----------------------------|--|
| E., orifice expiratoire; | 2., m. levator arcus palatini; |
| J., interoperculaire; | 3., m. dilatator operculi; |
| P., préoperculaire; | 4., m. levator operculi, vu par transparence |
| S., suboperculaire; | à travers l'opercule. |
| 1., m. adductor mandibulae; | |

sens dorso-rostral et reste là entière; mais dans le sens dorso-caudal, elle rencontre un obstacle plus ou moins horizontal, une barre formée par le prolongement médial de l'épibranchial et le pharyngobranchial, celui-ci

⁽¹⁾ G. HENNINGER, Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen, Zoologische Jahrbücher (*Anat. und Ontogenie*, Bd. 25, 1908).

s'attachant au crâne, près de la saillie formée par le saccule auriculaire: elle se divise là en un étage dorsal plus spacieux et un étage ventral qui s'étend plus loin dans le sens latéro-postérieur. — On doit, en outre, se représenter que le bord libre de la cloison, appartenant à l'épibranchial, s'épanouit vers le haut en une lame contournée, dont les replis, se com-

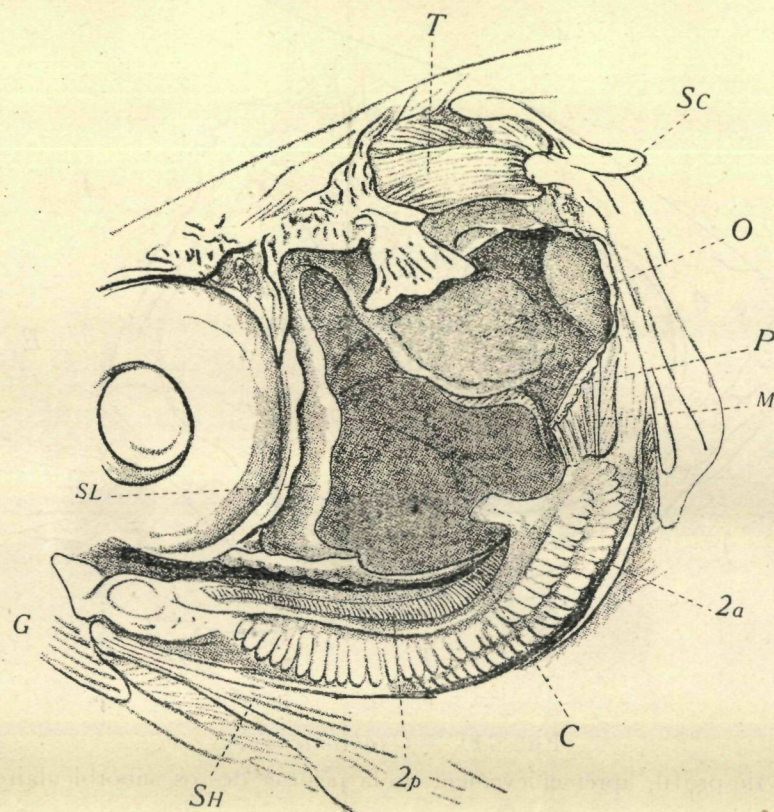


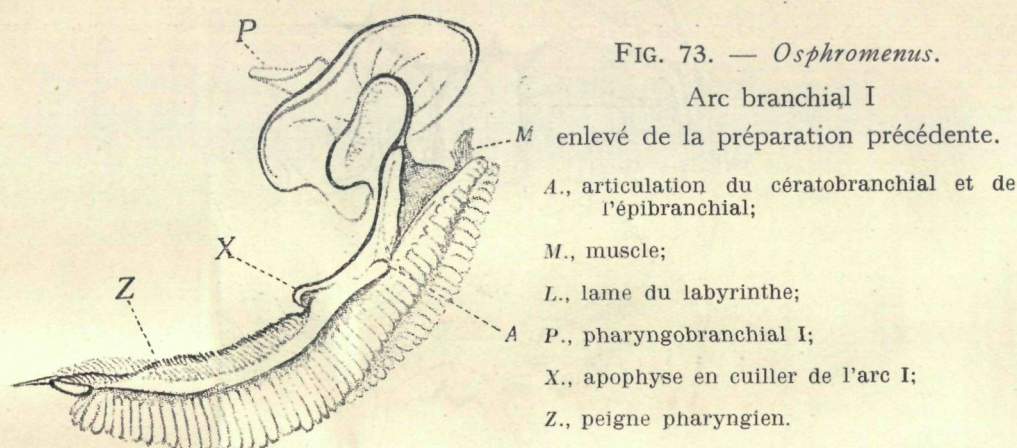
FIG. 72. — *Osphromenus*. Tête, de profil, après enlèvement de l'opercule, de l'hyomandibulaire, du post-temporal et de l'arc branchial I.

C., cloison entre la cavité aérienne et le pharynx; bord de la fente médiale;
G., m. geniohyoideus;
M., muscle et ligament suspenseur de l'arc branchial II;
O., otolithe du saccule;
P., insertion du pharyngobranchial I enlevé;

Sc., suprascapula;
SL., sinus lymphatique;
SH., m. sternohyoideus;
T., m. trapezius;
2a., apophyse de l'arc branchial II;
2p., peigne de l'arc II.

pliant avec l'âge, constituent le labyrinthe qui multiplie la surface respiratoire.

Enfin, la communication avec la chambre branchiale, origine de l'évagination, se présente comme un U renversé irrégulier. La branche médiale de cet U, élargie en ovale, est susceptible d'être obturée par une large excroissance de l'épihyal I; la fig. 75 représente, vu dorsalement, ce clapet (I) découvrant l'orifice dans une mesure peut-être exagérée par la fixation du spécimen; il est soutenu, ou maintenu, par une excroissance médiale du 2^e arc branchial (II). Cette portion médiale de l'orifice



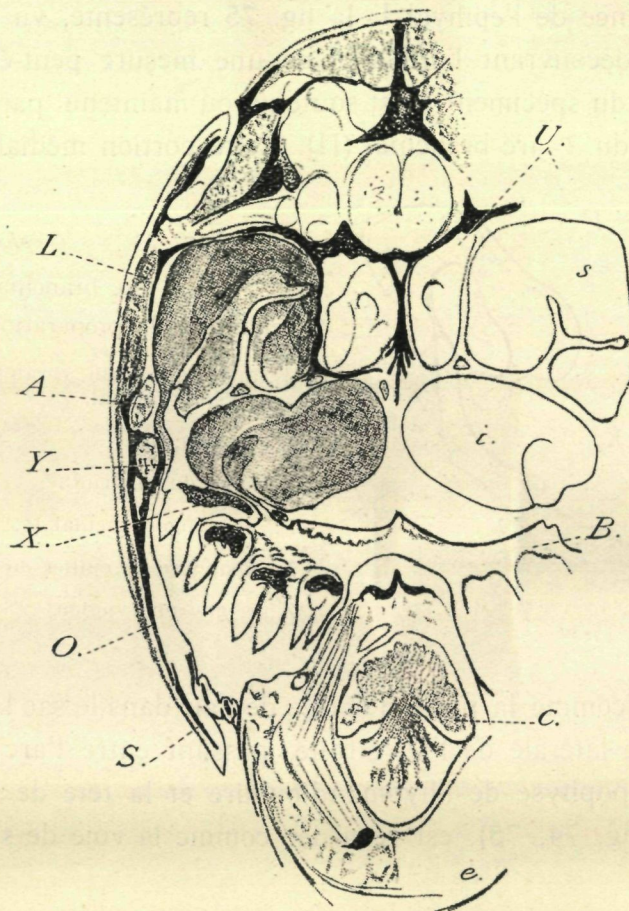
est considérée comme la porte d'entrée de l'air dans le sac labyrinthe. — La branche latérale de l'U, étroite, passant entre l'arc branchial I, d'une part, l'apophyse de l'hyomandibulaire et la tête de l'operculaire, d'autre part (fig. 74, 75), est regardée comme la voie de sortie, à juste titre je pense.

Signalons encore, comme fait anatomique important, que la cloison horizontale qui sépare le sac labyrinthe de la cavité pharyngienne, bombée vers bas (fig. 72), peut venir en contact avec les peignes pharyngiens des arcs branchiaux; qu'elle est flexible en raison de sa structure et de sa minceur, et que sa moitié postérieure est, comme l'a signalé Henninger, musculieuse.

Ces faits essentiels résumés aussi succinctement que possible, examinons ce qu'on peut observer extérieurement des mouvements respiratoires chez le Gourami.

2. Mouvements respiratoires chez *Osphromenus*.

Le mode de respiration branchiale me rappelle celui de *Perca* ou de *Labrus*, mais avec une grande différence dans l'allure des mouvements qui se succèdent: plus ou moins amples selon que le poisson nage ou

FIG. 74. — *Osphromenus*.

Tranche verticale de la tête, vue d'avant vers l'arrière.

- | | |
|--|---|
| A., m. adductor operculi; | S., subopercule; |
| B., cavité bucco-pharyngienne; | s., chambre supérieure du sac labyrinthique; |
| C., cœur; | U., cavités auriculaires; |
| e., écaille; | X., apophyse de l'arc branchial I; à droite, orifice d'inspiration; |
| i., chambre inférieure du sac labyrinthique; | Y., fente d'expiration. |
| L., m. dilatator operculi; | |
| O., opercule; | |

reste immobile, ils peuvent s'atténuer à l'extrême après un happement d'air ou quand le poisson se pose sur le fond. Le rythme ordinaire en est de 70 à 80 par minute. L'orifice expiratoire est réduit à un orifice valvulaire limité du côté ventral par le prolongement postérieur du suboperculaire (E, fig. 71).

Plus intéressantes pour l'instant sont les manœuvres correspondant

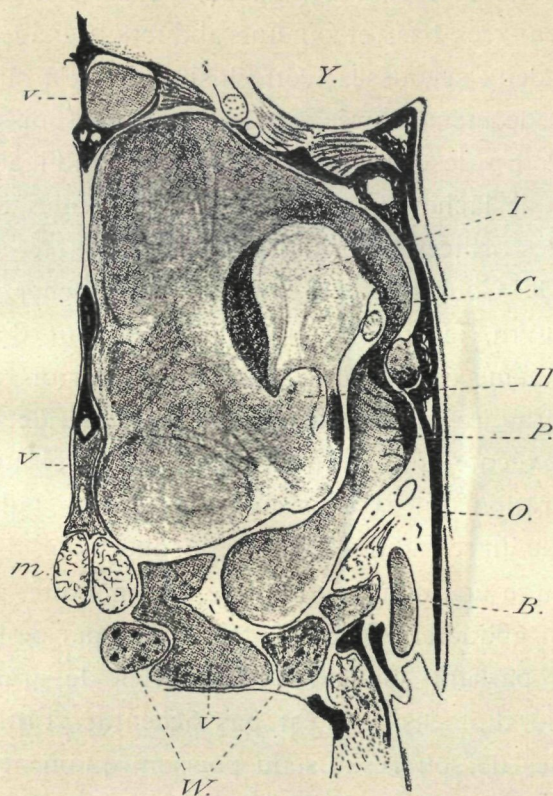


FIG. 75. — *Osphromenus*.

Coupe horizontale du sac aérien droit; la cloison C a été ensuite sectionnée obliquement, de façon que le point C est à un niveau beaucoup plus ventral que la portion postérieure.

B., sommet de la cavité branchiale droite;
C., partie de l'arc I, servant de cloison entre la chambre antéro-médiale et la chambre postéro-latérale;
m., muscles verticaux, branchiaux;
O., operculaire;
P., repli du palais, limitant médialement la fente expiratrice;

v., veines et sinus veineux;
W., corps de Wolff;
Y., cavité de l'orbite;
I., apophyse plate de l'axe branchial I; à gauche, elle démasque l'orifice d'inspiration, au travers duquel s'aperçoit le peigne de l'arc II;
II., apophyse de l'arc branchial II.

à la ventilation des poches labyrinthiques. Périodiquement, à ses intervalles qui varient, dans les conditions où j'ai observé le Gourami, d'une demi-minute à trois minutes, selon que le poisson se tient tout près de la surface ou doit remonter du fond pour y revenir, il vient, tout en se tenant horizontalement, mettre sa bouche ouverte en communication avec l'atmosphère. Alors se produit une manœuvre inspiratoire diphasique, assez rapide, ample, où le plancher buccal s'abaisse en deux temps à un niveau relativement très bas, et où une abduction exagérée, surtout des volets, se fait en deux secousses; cette inspiration est suivie d'une expiration à peu près de même durée, après laquelle le poisson perd contact avec l'atmosphère. En descendant, il lui arrive, quand il a quitté la surface un peu vivement, de lâcher une ou deux petites bulles d'air, soit par la bouche, soit par les orifices expiratoires.

Si j'extrais le Gourami de l'eau pour le coucher sur une couche humide de *Spirogyra*, je vois le poisson rester tout d'abord immobile pendant cinq ou même dix minutes. Puis il fait, parfois, quelques faibles mouvements respiratoires qui expulsent un peu d'eau de ses cavités branchiales; puis il exécute une grande manœuvre inspiratoire diphasique, suivie d'une expiration qui expulse une très grosse bulle d'air, par la fente de l'opercule libre, soulevé de façon anormale.

Survient ensuite une nouvelle période d'immobilité, pendant laquelle l'opercule reste en abduction forcée, interrompue par de longues manœuvres diphasiques, passant souvent à des sortes de grands bâillements inspiratoires où le diphasisme n'est pas accentué. Entretemps se succèdent des périodes de soubresauts du poisson, qu'on ne parvient pas à tranquilliser en le maintenant verticalement sur le ventre. — Remis à l'eau, le poisson revient immédiatement à la surface happer de l'air, à intervalles très rapprochés, interrompus par des mouvements de respiration aquatique amples: phénomènes témoignant que la respiration aérienne antérieure avait été déficitaire. Cela explique les mouvements spasmodiques, dyspnéiques, tels que l'abduction continue des volets operculaires, qui ont fait de ces manœuvres des mouvements respiratoires anormaux, dont il convient de ne pas tenir compte dans notre recherche présente.

D'autre fois, quand l'expérience de la mise à sec se prolonge et que

le poisson ne se trouve guère gêné par sa position pour faire mouvoir ses deux opercules, il adopte une manœuvre rythmique, qui consiste en un happement d'air rapide, où la bouche se referme immédiatement, suivi d'une expiration qui rejette un peu d'air par l'arrière. Il fait au début dix ou douze semblables manœuvres par minute; puis le rythme peut s'en ralentir; et le poisson, remis à l'eau après quarante minutes de cet exercice assez régulier, ne manifeste que très peu de symptômes dyspnéiques: ce mode respiratoire avait été suffisant pour l'animal gisant immobile. Il faut donc admettre qu'il y a eu ventilation des sacs aériens par un procédé efficace qui se distingue du mode ordinaire par une aspiration diminuée et raccourcie, suivie de la fermeture immédiate de la bouche, ce qui entraîne l'expiration par l'arrière.

Essayons maintenant, au moyen des mouvements visibles à l'extérieur, de nous rendre compte, dans la mesure du possible, des manœuvres internes de la ventilation aérienne.

Le fait que le Gourami, quittant la surface après un happement d'air non gêné, ne lâche qu'exceptionnellement de l'air, et sinon en quantités très petites relativement à celle qui correspond à la manœuvre inspiratoire, témoigne, à mon sens, que la cavité bucco-pharyngienne ne renferme alors normalement plus d'air, que le palais est revenu en contact avec les peignes branchiaux et que la manœuvre normale de la ventilation aérienne est donc achevée. D'ailleurs, j'ai vu à de rares occasions la bouche encore ouverte du poisson se séparer un peu prématurément de la surface: il y avait alors émission d'une grosse bulle d'air, que je pouvais estimer valoir vingt ou trente fois la grosseur des bulles lâchées en d'autres circonstances par les ouïes: c'était la fin de la manœuvre expiratoire, et son allure témoignait que l'équivalent de l'air absorbé au début, lors de la grande manœuvre inspiratoire diphasique, est rejeté normalement, par la bouche, avant la fin de son contact avec l'atmosphère.

Autre point. L'air inspiré au début doit se partager entre la cavité bucco-pharyngienne et les cavités labyrinthiques; ce partage paraît nécessiter la déformation de la paroi bombée qui les sépare, paroi qui est partiellement musculaire et dont l'aplanissement est capable de faire passer une certaine quantité d'air de chaque annexe dans la cavité pharyngienne. A quel moment convient-il de situer semblable manœuvre? Je remarque

que l'inspiration initiale comporte une abduction de l'opercule et de l'hyomandibulaire, c'est-à-dire une expansion de la cavité labyrinthique, une décompression de son contenu, qui doit se répercuter sur son plancher flexible et me paraît susceptible de le soulever: je vois dans ce mouvement passif le signal de la contraction qui continuera activement le phénomène ⁽¹⁾ et constituera l'expiration labyrinthique. Celle-ci se réalise-t-elle par la fente externe, qu'ouvrirait justement l'abduction de l'opercule? Et le grand orifice médial ne se démasquerait-il que lors de l'abduction plus ample du volet et des arcs, lors de la seconde phase de la manœuvre inspiratoire, et ce temps coïnciderait-il aussi avec l'abaissement du plancher de la poche aérienne et l'inspiration labyrinthique? Il est difficile d'affirmer catégoriquement cette succession des phénomènes; mais elle me paraît rationnelle, en ce sens qu'elle tient compte de tous les éléments du problème, mieux que l'hypothèse trop simpliste de Das ⁽²⁾.

Il y aurait donc, au début de la manœuvre globale, expiration labyrinthique et mélange de l'air ainsi expulsé avec l'air aspiré dans la cavité bucco-pharyngienne; puis inspiration labyrinthique; puis, au cours de la seconde phase de la manœuvre globale, rejet total du contenu buccal par la bouche, et enfin, plus ou moins régulièrement, dans les cas de grande amplitude, expulsion par l'arrière (la bouche étant fermée) de l'excès d'air labyrinthique comprimé par l'abduction de l'hyomandibulaire et de l'opercule, air auquel s'ajouterait éventuellement un résidu du gaz buccal.

3. *Autres Téléostéens à respiration aérienne.*

Quoi qu'il en soit de l'exactitude complète de mon interprétation, que je réexaminerai plus tard, si possible, avec des sujets de plus grande taille, il est un point important, incontestable dans la ventilation des sacs aériens des Labyrinthidés: l'inspiration est produite par aspiration et non

⁽¹⁾ Je pense aux successions de déformations, d'abord passives, puis actives, que j'ai signalées dans le développement des manœuvres respiratoires chez les larves d'Amphibiens (p. 168).

⁽²⁾ « When *Anabas* opens its mouth to take in air the whol branchial apparatus is lowered; this puls the ceratobranchial plug out of the first notch described (orifice médial), and so alows the air to escape from the pharynx to the air-chamber. When the mouth is shut the branchial apparatus is raised, the plug

par un foulement bucco-pharyngien, comme c'est le cas pour les poumons des Amphibiens.

Cette conclusion peut s'étendre à *Ophiocephalus*, où la paroi latérale de l'annexe aérienne, comportant une portion de l'hyomandibulaire et le segment dorsal du premier arc branchial élargi, est donc écartée à la manœuvre inspiratoire générale; probablement aussi à *Amphipnous*, où le sac aérien, partant du sommet du pharynx, passe sous l'hyomandibulaire (Das, p. 199); l'expiration, fait accessoire et secondaire, serait due à une contraction brusque de la paroi musculaire de l'organe.

Les Silurides *Clarias* et *Saccobranhus* méritent une mention particulière.

Chez *Clarias* s'observent des expansions arboriformes des épibranchiaux des arcs 2 et 4, qui se logent dans un grand diverticule dorso-postérieur de la chambre branchiale (1). Ces arborisations sont revêtues d'un épithélium vascularisé comme celui des lamelles branchiales (2) et l'irrigation sanguine de la paroi de la chambre aérienne, à son tour, est très analogue à celle d'un peigne branchial (3). Ce réseau vasculaire naît d'ailleurs de certains vaisseaux branchiaux afférents et aboutit à des vaisseaux épibranchiaux. — On décrit (4), en fait de communications entre les fentes branchiales et le sac aérien du même côté, deux orifices, situés respectivement en avant et en arrière du troisième rayon branchial, qu'encadrent chacun deux « éventails », formés par la coalescence des lamelles cératobranchiales les plus dorsales des quatre arcs branchiaux.

Et si l'on s'en rapporte à Das (5), lorsque *Clarias* happe de l'air à la

covers the notch, and no more air can enter;... when the operculum is raised the air escapes to the exterior from the second notch described above [fente latérale], *Mémoire cité*, p. 201) ».

(1) Figure classique dans BRIDGE (*Cambridge Natural History*, volume 7, p. 294).

(2) Voir fig. 15 de M. RAUTHER (*Ergebnisse ...*).

(3) Figures 12 et 13, *ibidem*.

(4) DAS (pl. 4, fig. 7).

(5) *Ibidem* (DAS), note p. 202.

surface, la manœuvre inspiratoire, comportant un déplacement vers l'arrière et le bas des cératobranchiaux (qui fermerait les fentes branchiales) et un redressement des épibranchiaux, déterminerait l'ouverture de l'orifice antérieur et la pénétration de l'air dans la chambre aérienne. Lors de la fermeture de la bouche, cet orifice antérieur se trouverait fermé; mais l'abduction du battant operculaire ouvrirait l'orifice postérieur servant à l'échappement de l'air. Cette explication rappelle point par point celle que l'auteur a donnée pour *Anabas*; elle laisse de côté les compressions et décompressions rythmiques qu'exercent sûrement les mouvements d'adduction et d'abduction du volet operculaire sur la paroi latérale du sac aérien. — Il convient de rapporter ici que R. Böhme fait intervenir dans la ventilation l'action, sur la paroi postérieure membraneuse du sac, de muscles branchiaux et abdominaux ⁽¹⁾.

De *Saccobranchus*, chez lequel l'énorme extension de chaque sac aérien, dans le sens caudal ⁽²⁾, crée vraisemblablement d'autres conditions de ventilation, Das ne fait aucune différence d'avec *Clarias*, si ce n'est l'existence d'un seul orifice, servant à la fois à l'entrée et à la sortie de l'air. Encore une fois, il est évident qu'un facteur dont cette explication oublie de tenir compte est celui des déplacements du volet operculaire; rien que la fig. 11 (pl. 4) du mémoire de Das suffit à le suggérer; mais l'extension caudale des sacs en diminue singulièrement l'importance. — Par contre, la situation de chaque sac contre les apophyses épineuses des vertèbres, au sein de la masse des muscles dorsaux, et, d'autre part, la présence d'une tunique musculaire ⁽³⁾ signalent péremptoirement, à mon sens, l'action d'un mécanisme nouveau: la contraction du sac musculaire doit intervenir dans la vidange de cette expansion en cul-de-sac, et la réaction élastique de l'entourage en assure la réextension.

⁽¹⁾ R. BÖHME, Ueber den Intestinaltractus von *Clarias melanoderma* (*Dissertation*, Bern 1904). Je ne parviens pas à identifier ces muscles, à la lecture du texte original ou du résumé qu'en donne E. BABAK (*Handbüch der vergleich. Physiologie*, Bd. I, 2^{te} Hälfte, p. 686).

⁽²⁾ Voir, par exemple, la fig. 19, p. 549, dans RAUTHER.

⁽³⁾ RAUTHER, fig. 22, p. 553; DAS, fig. 12.

En résumé, si nous faisons provisoirement abstraction de *Saccobran-chus*, il apparaît que les sacs aériens des Téléostéens considérés, dépendances dorsales des chambres branchiales ou du pharynx, se trouvent, en raison de leur position même, influencés par les mouvements d'adduction et d'abduction de l'appareil suspenseur de la mandibule et de l'opercule: leur ventilation est, originairement, assurée par les manœuvres correspondant à celles de la respiration aquatique. *Periophthalmus* ⁽¹⁾ paraît offrir l'exemple le plus simple de ce mécanisme.

Chez d'autres, en raison du développement et d'une indépendance plus grande de l'expansion aérienne, interviennent dans sa ventilation des déformations d'une paroi musculaire: tel le plancher, chez les Labyrinthidés. Le cas de *Saccobran-chus* semble, à en juger par les documents anatomiques fournis par les observateurs, plus intéressant: le sac aérien, soustrait par son extension caudale en grande partie à l'influence des manœuvres primaires, se ventile par un mécanisme nouveau dérivant de la contractilité de sa tunique. Mais, ce qui importe pour ma recherche actuelle, même cette spécialisation, résultant de l'évasion des sacs aériens en dehors du domaine pharyngien, n'offrirait pas d'analogie directe, dans son mécanisme, avec celui de la ventilation pulmonaire chez les Amphibiens.

Ces considérations physiologiques ne font que confirmer les conclusions basées sur la comparaison des structures: les adaptations à la respiration aérienne sont, chez les Téléostéens, des acquisitions sporadiques et récentes; elles peuvent difficilement être regardées comme contemporaines de l'origine de la respiration pulmonaire des Amphibiens.

⁽¹⁾ M. RAUTHER (*loc. citato*, p. 531).

CHAPITRE XXI

**Les modes respiratoires des Dipnés
et des Téléostomes primitifs. — Phylogénie des modes
de ventilation pulmonaire.**

La respiration pulmonaire se caractérise par l'émigration des sacs aériens dans la cavité abdominale, où ils échappent à l'action directe des mouvements influençant l'appareil branchial; leur ventilation relève dès lors, soit encore de manœuvres primaires, mais avec le décalage d'une demi-période (l'inspiration pulmonaire coïncide avec l'expiration bucco-pharyngienne, Amphibiens), soit de manœuvres nouvelles effectuées par les parois thoraciques et abdominales (mouvements des côtes, Reptiles). On rencontre donc deux types de ventilation pulmonaire, qu'on peut dénommer respectivement, pour la facilité du langage, le mode amphibien et le mode reptilien.

La recherche de leurs origines implique l'examen des relations phylogénétiques des deux groupes zoologiques considérés. Amphibiens et Reptiles dérivent, les uns par les Branchiosauriens, les autres par les Colylosauriens, des Stégocéphales primitifs du Carbonifère. On peut donc affirmer, même en l'absence de tout document physiologique, que les deux modes de ventilation pulmonaire opposés ci-dessus étaient représentés dans le grand groupe des Stégocéphales. On pourrait trouver une confirmation de cette idée dans la comparaison des côtes chez ces formes fossiles. Beaucoup de Stégocéphales possédaient des côtes osseuses relativement grandes, arquées, qu'on peut faire raisonnablement intervenir dans une respiration pulmonaire du type reptilien: on en trouve un exemple démonstratif chez *Metopias*, où encore le développement du bouclier sternal me fait songer au rôle actif que j'ai constaté pour le sternum de *Xenopus*. Les Branchiosauriens, par contre, voisins de la souche des Urodèles, avaient des côtes plus courtes, comme les Salamandres, incapables probablement de déterminer une dilatation latérale du tronc.

L'origine commune du mode amphibien et du mode reptilien de ventilation pulmonaire devrait donc être recherchée peut-être à la base

des Stégocéphales, soit plutôt encore chez les Osteichthyens primitifs. Cette recherche comporte des coups de sonde au moyen de l'examen des mécanismes respiratoires dans des groupes zoologiques survivants, qui prennent leur origine dans les mêmes régions de l'arbre phylogénétique des Vertébrés: Crossoptérygiens actuels et Dipnés. On va voir que la pénurie des documents que nous possédons rend cette recherche singulièrement difficile.

A) *Mode respiratoire du Dipné Protopterus.*

Mon assistante a exposé ⁽¹⁾ sur quelles données expérimentales, des observations très imprécises faites par R. Dubois, qui avaient été mécon-
nues, on peut fonder une description globale de la ventilation pulmonaire chez *Protopterus*.

R. Dubois a vu par la bouche entr'ouverte, vers la fin de l'abaissement du plancher buccal qui marque l'aspiration préparatoire, la glotte s'ouvrir et de l'air pénétrer dans le poumon, en même temps que la cavité abdominale s'agrandit; l'inspiration pulmonaire n'a pas lieu par déglutition, comme on pourrait s'y attendre en voulant identifier le mécanisme de la ventilation pulmonaire de *Protopterus* à celui des Tritons. De plus, deux graphiques témoignent qu'au moment de l'inspiration pulmonaire, indiquée par l'abaissement de la partie antérieure de la paroi abdominale, la pression aérienne de la cavité buccale subit une diminution brusque (p. 211); il y a aspiration d'air à la fois dans la cavité buccale et dans les poumons. Et nous nous sommes convaincus, en raison de dispositions anatomiques analysées dans la note citée (p. 212), que ces mouvements abdominaux, inscrits par R. Dubois, sont le résultat du jeu des grandes côtes céphaliques, dont le rôle n'était pas établi.

Il paraît possible, en outre, que les côtes troncales, mobiles, interviennent dans une certaine mesure dans l'aspiration pulmonaire. Et, d'autre part, si l'on peut attribuer aux graphiques de R. Dubois le degré de fidélité désirable, il semble qu'après l'inspiration et la fermeture de la glotte, une contraction de la partie antérieure de la paroi abdominale

⁽¹⁾ L. WILLEM, Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique [Sciences]*, 1924, p. 210).

refoule l'air pulmonaire des cavités antérieures vers les régions plus postérieures.

B) *Mode respiratoire de Polypterus.*

Des Téléostomes primitifs, nous savons moins encore. Je ne trouve, pour *Polypterus*, auquel je m'en tiendrai actuellement, que des notations de I. S. Budgett (1).

Ce poisson vient de temps en temps à la surface respirer de l'air par la bouche, ou mieux par les événements; à la descente, il lâche des bulles d'air par les fentes operculaires, quelquefois par les événements largement ouverts; Budgett insiste particulièrement, en signalant ces manœuvres respiratoires, sur le rôle des événements. Je cite textuellement quelques lignes de son texte, parce que ce sont, à ma connaissance, les seules observations que nous possédions sur cet objet: « At certain times the fish rises quite slowly to the surface in the horizontal position, when it would be easier for it to exchange the air in the swim-bladder from the surface of the head than to turn its head upwards in order to take air by the mouth. By closing the mouth and opercula, *distending the bodywall and opening the spiracles, I believe the fish is able to inhale air* (1), and I should suppose that it expires previously during the same movement, as does *Protopterus*. »

Je ne sais s'il faut prendre à la lettre les mots que j'ai soulignés dans ce texte, si l'expression employée correspond à une idée préconçue ou à une observation précise notée d'un trait rapide. Dans cette dernière acception, qui nous est provisoirement imposée, l'inspiration pulmonaire se ferait par aspiration abdominale.

On peut chercher encore, en l'absence de documents plus précis, si la structure des parois du corps permet de comprendre semblable manœuvre. Sur un échantillon de *Polypterus* de 25 centimètres de long, assez bien conservé, je vois que les côtes dorsales, s'étendant des vertèbres aux écailles latérales, dans le septum horizontal, suivent une direc-

(1) I. S. BUDGETT, Note on the spiracles of *Polypterus* (*Proceed. Zool. Soc. London*, vol. I, 1903).

(2) Page 11; je souligne.

tion qui n'est pas perpendiculaire à l'axe du corps, mais qui fait avec celui-ci un angle sensiblement égal à un demi-angle droit; il s'ensuit que leur abduction dans le sens rostral pourrait élargir la cavité abdominale, dans la mesure où le jeu des écailles dermiques permet semblable extension. Et, comme corollaire de cette conclusion, ce mouvement inspirateur trouverait son antagoniste, expirateur, dans l'élasticité du revêtement cutané.

D'autre part, je remarque que les fibrés des myotomes ventraux ne sont pas non plus parallèles à l'axe du corps, mais suivent des directions obliques diverses ⁽¹⁾; encore une fois, et davantage d'ailleurs, leur contraction est susceptible de fournir une composante verticale qui diminue la capacité de la cavité du corps, dans la mesure permise par les articulations des plaques ganoïdes. En fait, je constate chez mon exemplaire la trace d'une flexion plus facile de la paroi abdominale, le long de la ligne qui joint les sommets des courbes formées par les myocommes: il y a là des indications d'une déformation comprimant les organes abdominaux, pouvant jouer un rôle expirateur, tandis que l'élasticité générale de la paroi, renforcée par les liaisons des écailles, opérerait ensuite en sens inverse.

Au premier abord, ces déformations, éventuellement inspiratrices ou expiratrices, d'un segment de la paroi abdominale, limitées qu'elles sont par la résistance du revêtement écailleux, paraissent devoir être peu étendues; mais si l'on considère le développement longitudinal de la cavité viscérale, on reconnaît que leur somme peut acquérir une valeur bien plus considérable que celle d'une contraction de la cavité bucco-pharyngienne, d'ailleurs relativement peu spacieuse; le mode reptilien de ventilation pul-

⁽¹⁾ Les traces des myocommes sur la paroi interne de l'abdomen sont des lignes arciformes, à convexités dirigées vers l'arrière; les sommets de ces courbes, points où la courbure est la plus grande, se trouvent sur une ligne oblique, sensiblement droite, qui part en avant à mi-hauteur pour s'abaisser vers l'insertion de la nageoire ventrale. Au-dessus de cette ligne longitudinale, les fibres, perpendiculaires aux myocommes, font avec l'horizontale un angle d'environ 30°; au-dessous de la même ligne, les directions des fibres sont variées: plus ou moins parallèles aux dorsales dans la région antérieure, elles tendent ensuite à se placer perpendiculairement aux traces de leurs myocommes, en éventails.

monaire serait donc, pour *Polypterus*, beaucoup plus avantageux que le mode amphibien.

Il est bien regrettable que l'on soit ainsi réduit à des conjectures pour le cas de *Polypterus*, chez lequel il convient, dans l'état actuel de nos connaissances morphologiques, de voir la forme la plus primitive des poumons de vertébrés.

Il est un dernier point qui a attiré mon attention: Le fond de la cavité pharyngienne et le début de l'œsophage, la région où s'ouvre ventralement la glotte, s'aplatissent, chez mon exemplaire conservé, en une fente réduite en coupe transversale à une ligne horizontale; il faut en conclure que le relèvement du plancher buccal, faisant partie du dernier mouvement expiratoire qui accompagne la montée du poisson et précède immédiatement la manœuvre de ventilation aérienne, expulse du gosier, dans les cavités branchiales, la totalité de l'eau comprise dans la cavité buccopharyngienne, de sorte que celle-ci se remplit ensuite d'air jusqu'au fond.

c) *Phylogénie des modes de ventilation pulmonaire.*

Il semble bien qu'on doive considérer les poumons comme dérivant d'une paire postérieure de poches branchiales et en retrouver le type le plus primitif chez *Polypterus*. Mais il va de soi qu'avant d'atteindre le développement que ces organes aériens nous montrent chez *Polypterus*, ils étaient représentés, chez des poissons plus anciens, par deux cavités pharyngiennes, très vraisemblablement soumises aux variations de pression résultant des mouvements de la respiration aquatique. Les Labyrinthidés nous offrent une répétition approximative d'un état analogue, intéressant des poches antérieures.

Quand, selon des processus indéterminés, ces poches ont glissé dans la cavité abdominale, elles y sont devenues passibles des pressions régnant dans l'abdomen: tonus des muscles abdominaux et variations dues aux ondulations de la nage; on peut admettre que c'est avec ces conditions nouvelles que coïncident la fusion antérieure des deux sacs et l'apparition d'une glotte fermée par un sphincter. Tout d'abord, j'inclinai à croire que cette glotte avait dû se trouver primitivement du côté dorsal, position privilégiée; le poisson abordant la surface en position plus ou moins horizontale, l'air aspiré devait se loger dans les régions

supérieures de la cavité bucco-pharyngienne; cette circonstance a joué, semble-t-il, dans la localisation des sacs aériens des Labyrinthidés et autres Téléostéens. Avec semblable conception préalable, tout le puzzle de la sériation phylogénétique des sacs aériens des poissons était à retoucher. Mais le fait que nous avons constaté chez *Polypterus*: la réduction de la cavité préglottique à une fente, lors de l'expiration aquatique préparatoire, enlève toute difficulté à la compréhension de la localisation ventrale de la glotte.

Quel a pu être, au début des conditions nouvelles, le mécanisme de la ventilation aérienne? (1).

Si l'on s'en référait exclusivement à l'ontogénèse des Tritons, qui nous offre une série très cohérente d'étapes reliant directement le mode respiratoire des Amphibiens adultes aux mouvements de la respiration purement branchiale des Poissons, on considérerait le mode de ventilation pulmonaire des Amphibiens comme le plus ancien: le gonflement pulmonaire se serait effectué par foulement buccal.

Mais ce que nous avons dit de *Protopterus* et ce que je soupçonne de *Polypterus* me fait plutôt admettre que l'introduction d'air dans les sacs abdominaux a été, dès l'origine, favorisée par une intervention aspiratrice des côtes.

On doit cependant repousser l'idée que la manœuvre des côtes aurait été, au début, suffisante: les Reptiles ont conservé, avec leur ventilation thoracique, des souvenirs d'un foulement buccal. On observe encore, chez divers Reptiles actuels, des oscillations rythmiques de la région hyoïdienne qui rappellent singulièrement les balancements bucco-pharyngiens respiratoires des Amphibiens et des Poissons; comme chez les Amphibiens, elles sont intercalées entre les mouvements de respiration pulmonaire chez les Lacertiliens, les Chéloniens et surtout les Crocodiliens; leur signification physiologique est encore obscure dans la plupart des cas, mais chez certaines Tortues plongeant sous l'eau (*Amyda*, *Aspheidonectes*, etc.), elles assurent une respiration aquatique pharyngienne qui

(1) Une extension analogue des sacs aériens se répète, mais avec de sensibles différences, chez *Saccobranchus*, dont le mécanisme ventilatoire, encore mal connu, pourrait fournir des repères intéressants.

peut suffire pendant de très longues plongées. On connaît aussi, mais dans des circonstances généralement anormales, des manœuvres de déglutition qui, chez les Lacertiliens et les Chéloniens, peuvent fouler de l'air dans les poumons, tout comme la manœuvre qui assure, chez les Amphibiens, la ventilation pulmonaire.

Tout bien considéré, il semble donc que la ventilation pulmonaire a, dès l'origine, utilisé le foulement bucco-pharyngien et l'aspiration due au jeu des côtes antérieures. De ce mode mixte seraient dérivés, dans le groupe des Stégocéphales, par une sorte de disjonction, le mode amphibien, à la suite de la régression des côtes, et, d'autre part, par un accroissement du jeu des côtes qui a rendu inutile le foulement buccal, le mode reptilien.

TABLE DES MATIÈRES

[Des résumés partiels et progressifs se trouvent à la fin de chaque chapitre]

	Pages.
INTRODUCTION	3

PREMIÈRE PARTIE.

Les modes respiratoires observés chez les Téléostéens.

CHAPITRE I.	— Groupe des Cyprinides (<i>Cyprinus</i> , <i>Carassius</i>)	12
CHAPITRE II.	— Groupe des Salmonides (<i>Salmo salar</i> , <i>S. irideus</i>) . .	17
CHAPITRE III.	— <i>Esox lucius</i> , <i>Belone acus</i>	21
CHAPITRE IV.	— Famille des Muraenides.	29
CHAPITRE V.	— Groupe des Gastérostéiformes (<i>Gasterosteus</i> , <i>Spinachia</i> , <i>Lophobranches</i>)	37
CHAPITRE VI.	— Groupe des Perciformes (<i>Perca</i> , <i>Eupomotis</i> , <i>Labrus</i>)	48
CHAPITRE VII.	— Groupe des Gobiiformes (<i>Gobius</i>)	54
CHAPITRE VIII.	— Groupe des Scorpaeniformes (<i>Cottus</i> , <i>Trigla</i>)	59
CHAPITRE IX.	— Groupe des Trachiniformes (<i>Trachinus</i>)	67
CHAPITRE X.	— Groupe des Ammodytidae (<i>Ammodytes</i>)	75
CHAPITRE XI.	— Groupe des Blenniiformes (<i>Blennius</i> , <i>Centronotus</i> , <i>Callionymus</i> , <i>Lepadogaster</i>)	83
CHAPITRE XII.	— Groupe des Zeorhombiformes (<i>Zeus</i> , Heterostomata: <i>Pleuronectes</i> , <i>Rhombus</i>).	103
CHAPITRE XIII.	— Groupe des Gadides (<i>Gadus</i> , <i>Onos</i>)	116
CHAPITRE XIV.	— Deux modes respiratoires principaux: le second, adaptation à l'immobilité ordinaire, en raison du synchronisme cardiaque respiratoire	119
CHAPITRE XV.	— Les variétés des deux modes respiratoires	132
CHAPITRE XVI.	— Les Téléostéens fouisseurs	136

DEUXIÈME PARTIE.

Les modes respiratoires des Amphibiens larvaires et adultes.

	Pages.
CHAPITRE XVII. — Les manœuvres respiratoires de <i>Xenopus</i>	139
CHAPITRE XVIII. — Le mode respiratoire de <i>Xenopus</i> comparé à celui des autres Amphibiens	155
CHAPITRE XIX. — L'influence des mouvements respiratoires sur le rythme cardiaque chez les Amphibiens; comparaison du synchronisme cardiaque-respiratoire avec celui des Poissons	165

TROISIÈME PARTIE.

Comparaison du mode respiratoire des Amphibiens avec celui de divers Poissons à respiration aérienne.

CHAPITRE XX. — Divers cas de respiration aérienne chez les Téléostéens	173
CHAPITRE XXI. — Les modes respiratoires des Dipnés et des Téléostomes primitifs. — Phylogénie des modes de ventilation pulmonaire	185
TABLE DES MATIÈRES	192

